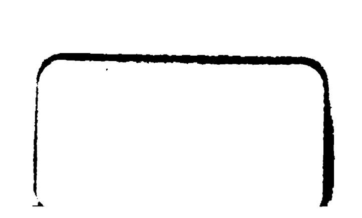
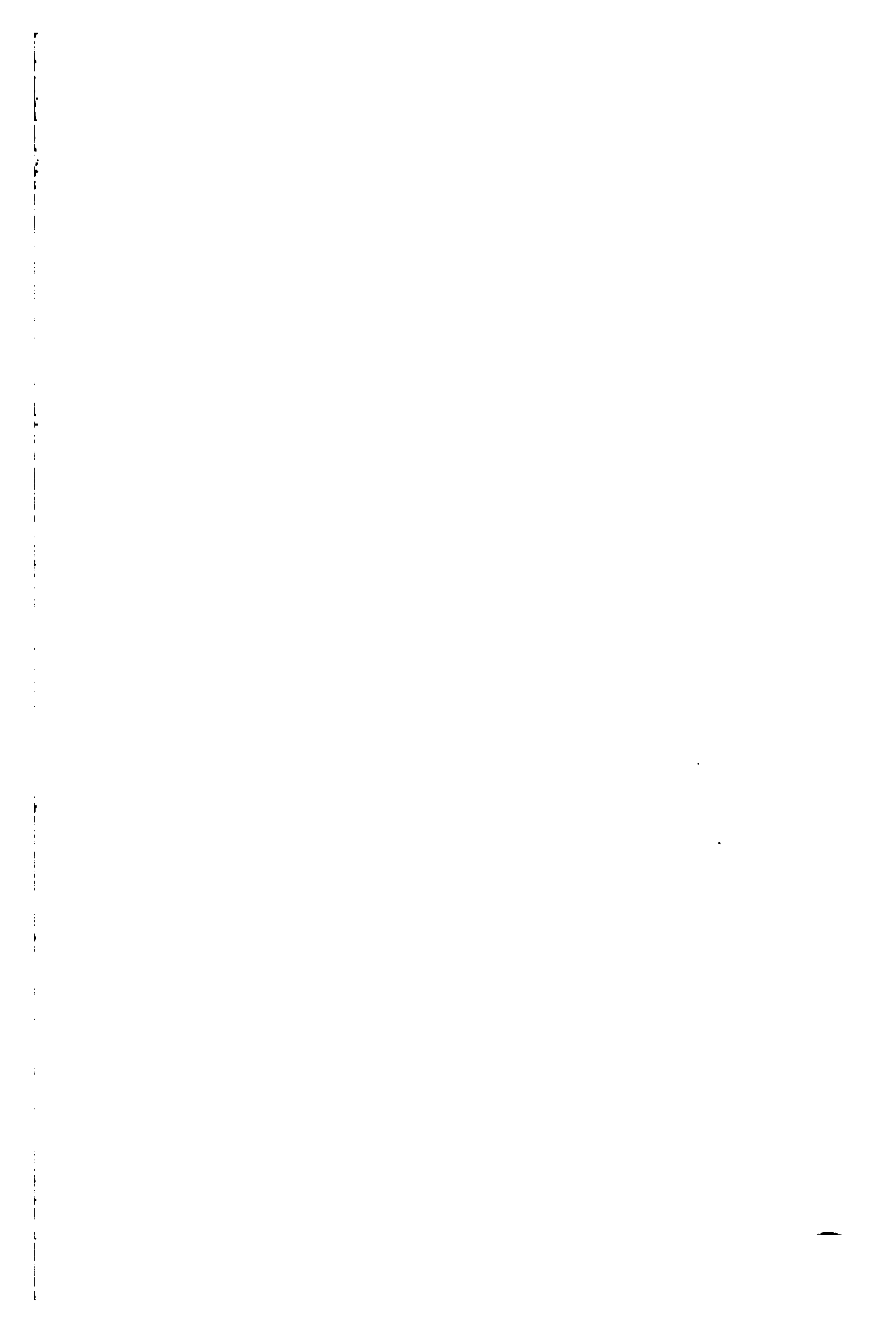






Vitalismus.

Elementare Lebensfunktionen.

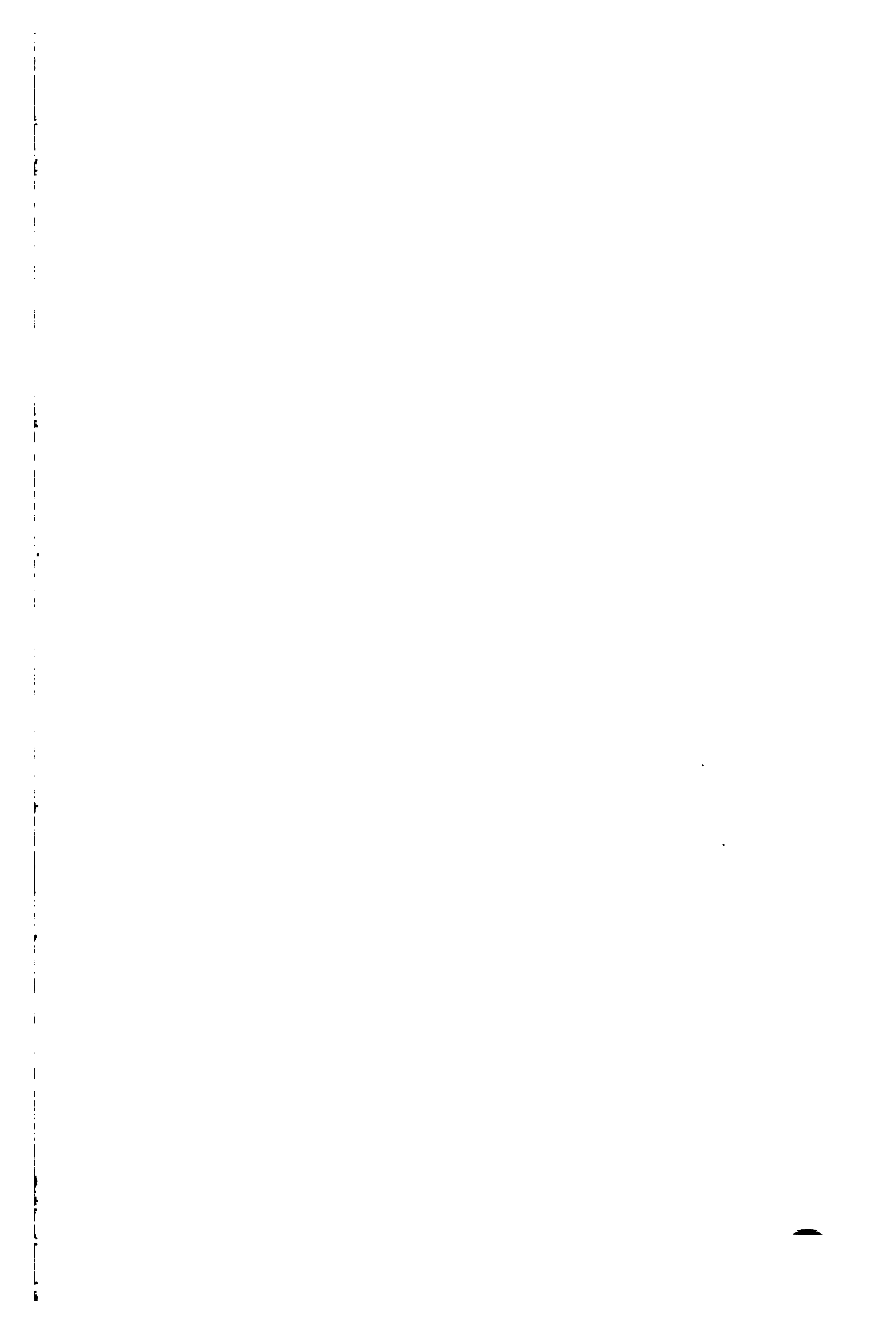
Von

Dr. Karl Camillo Schneider,
Privatdozent a. d. Universität Wien.

Mit 40 Abbildungen im Text.



Leipzig und Wien.
Franz Deuticke
1903.





Parallelismus, so sehr er sowohl von den Realisten wie von den Idealisten abgelehnt wird, nicht aus der Welt zu schaffen. Denn wenn auch die Wahrnehmungen mit den Erscheinungen identifiziert und außerbewußte Parallelvorgänge ganz in Abrede gestellt werden, so entfällt doch immer noch ein volles Verständnis der Nervenvorgänge, deren so bemerkenswerte zunehmende Komplizierung in der aufsteigenden Organismenreihe ganz unbegreiflich bliebe, wenn durch sie nicht ein besonderes Verhalten des Subjekts beim Ablauf der Vorgänge in der Erscheinungswelt ermöglicht würde (siehe Kap. 12 *B*).

Der Inhalt dieses Buches repräsentiert einen Versuch, dessen Mangelhaftigkeit mir voll bewußt ist. Aber es drängte mich, zu einer umfassenden Beurteilung der Lebensvorgänge zu gelangen, und da ich mir durch ausgedehnte morphologische Untersuchungen über die Zelle, welche in meiner Histologie niedergelegt sind, eine abgeschlossene Vorstellung von der Struktur der lebenden Substanz verschaffte, so schien mir endlich eine sicherere Basis zu einem derartigen Versuche gewonnen, als sie bis jetzt anderen zur Verfügung stand. Im zweiten Kapitel habe ich zunächst meine strukturellen Anschauungen erörtert, dabei die Einwände der Schaumtheoretiker zu entkräften und ihre Ansichten zu widerlegen versucht. Höchst willkommen war mir das geniale Ehrlichsche Strukturschema vom Bau des Plasmas, das allerdings gewisse wesentliche Modifikationen erfuhr (siehe Kap. 5); ich versuchte zu zeigen, daß alle lebende Substanz sich ohne Schwierigkeit einem Schema fügt, dem ein überall im Wesentlichen gleichartiges Wirkungsvermögen entspricht. Kontraktion, Reduktion, Fermentation, Atmung, Synthese, Assimilation, Reifung, Reizleitung und Reizspeicherung, alle diese Vorgänge, die in Kap. 3 bis 10 behandelt werden, sind aufs engste miteinander verwandt und von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus zu beurteilen. Durch die kombinierte Anwendung verschiedener Erklärungshypothesen, wie z. B. der Fermentations-, Zersetzungs- und Polymerisationshypothese (Pflüger, Verworn), wird das Bild vom Leben nur zerstückelt, ohne daß sich der geringste Gewinn dabei ergäbe. In dieser Hinsicht kam mir besonders die eingehende Analyse des Kontraktionsvorganges der quergestreiften Muskulatur (Kap. 3) zu statten, die für mich überhaupt zum Ausgangspunkt für die Beurteilung des Lebens wurde. Sollten nun selbst die meisten der in diesem Buche entwickelten Gedanken sich als unrichtige erweisen, so hoffe ich doch, daß der Grundgedanke zu Recht besteht und dazu beitragen wird, den Gesichtskreis der biologischen Forschung zu erweitern.

Während des Druckes erschien Drieschs Buch „Die Seele“, das hier nicht mehr berücksichtigt werden konnte. Es erschien ferner die

vorzügliche Arbeit E. Rohdes über den Kern (Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 73, Heft 4, 1903), deren Befunde in den wichtigsten Punkten mit den meinigen übereinstimmen. Rohde stellt fest, daß alle Nukleolen aus Nukleinkörpern hervorgehen und daß das Paranuklein der Hauptnukleolen bei der Vakuolenbildung verflüssigt wird, welcher Prozeß allerdings als Sekretion (bei mir Reifung, siehe Kap. 6 *C*) gedeutet wird. Die Carnoysche Angabe der rückläufigen Umwandlung kleinerer Nukleolen in Nukleinkörper wird bestätigt, aber zugleich auf die enge chemische Verwandtschaft beider Gebilde hingewiesen und gefolgert, daß in den kleinen und Nebennukleolen die sekretorische Tätigkeit nur schwach entwickelt ist. Um vollen Einklang mit meinen Anschauungen herzustellen, wäre nur anzunehmen, daß die in den kleinen Nukleolen sich umsetzende Nukleinsubstanz für weitere Umwandlungen der Organoide verloren geht. Über die funktionelle Bedeutung der Nukleolen differieren allerdings unsere Ansichten bedeutend.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

1. Kapitel. Begriffsumgrenzung 1

Paläovitalismus 1 — Mechanistische Periode 2 und Gegner derselben: O. HERTWIG 2, 3, NÄGELI 4, 5, WIGAND 5 — Neovitalismus: Dominantenlehre REINKES 6, Entelechielehre DRIESCH's 7 ff. — Beurteilung des Neovitalismus 10—14 — Dominanten als psychische Kräfte 15 — Erklärung des zweckmäßigen Geschehens als Kern des vitalistischen Problems (WOLFF) 16 — Worauf beruht zweckmäßiges Geschehen? 17—19 — Eigentliche vitale Frage 20 — Literatur 20, 21.

2. Kapitel. Zellstruktur 22

A. Schaumtheorie 22—37 Wabenstruktur 23—24 — Bewegungserscheinungen, physikalisch erklärt nach BÜTSCHLI und RHUMBLER 25—27 — Die chemischen Vorgänge sind das Wesentliche 28 — Sie sind gebunden an lebende geformte Elemente 29—31 — VERWORNS Ansicht über den Aggregatzustand des Plasmas 31, 32 — Zurückweisung derselben 33, 34 — Zurückweisung von JENSENS Ansicht 34, 35 — Literatur 35—37.

B. Stereomtheorie 37—45 — Gerüst (Linom), Zwischensubstanz (Hyalom), Chondrom und Zelllymphe 38 — Vierfache Anordnung des Linoms 39, 40 — Feinere Struktur desselben 40, 41 — Gerüst und Wabenstruktur im Vergleich 41—43 — Literatur 43—45.

3. Kapitel. Kontraktion 46

A. Fibrillenstruktur 46—50 — Bildung der quergestreiften Fibrillen 46 — Quernetze, eigentliche Querstreifung 47, 48 — Verkürzung 48, 49 — Streckung 50.

B. ENGELMANNS Kontraktionstheorie 50—54 — Inotagmenquellung und -entquellung 50—52 — Falsche Beurteilung der isotropen Regionen 52, 53 — Kontraktion des undifferenzierten Plasmas 53 — Quellung weist auf Chemismusänderung hin, die unerklärt bleibt 53, 54.

C. BERNSTEINS Kontraktionstheorie 54, 55 — Veränderung der Oberflächenspannung der Fibrillen 54 — Ursache dafür unerklärt 54, 55.

D. Eigene Anschauung (Myinhypothese) 55—69 — Streckungsbefunde aufschlußgebend 56—59 — Kontraktion als Stoffwechselvorgang (Bildung und Zerfall des Myins) 59—61 — Letzte Struktureinheiten der Fibrillen (Attraktion der Wirkungspunkte) 61—63 — Fermentative und synthetische Teilchen 63, 64 — Kontraktion ein vitaler Vorgang (Erregungszustand) 64, 65 — Lebende Teilchen erhalten sich bei Funktion 65, 66 — Wachstumsfähigkeit der Fibrillen und Fäden 66 — Pseudopodienbildung 66—68 — Definitive Zurückweisung der Schaumtheorie 68—69 — Literatur 69, 70.

Seite

4. Kapitel. Reduktion 71

A. Reduktion bei Lichtwirkung 71—78 — Chlorophyllkörner 72, 73 (Bau und Funktion) — Reinkes Ansichten 73 — Bindung der Kohlensäure 74 — Bedeutung des Chlorophylls 74—76 — Spaltung der Kohlensäure 76, 77 — Friedels Befund 78.

B. Reduktion ohne Lichtwirkung 78—79 — Literatur 79—80.

5. Kapitel. Fermentation 81

Fermentarten 81.

A. Fermentbildung 82—88 — Bildung des Pankreasferments 82—83 — Nesselsekretbildung 83—87 — Aktivierung 87, 88 (Enterokynase).

B. Fermentationsbegriff 88—91.

C. Immunitätslehre 91—95 — Ehrlichs Schema vom Bau der lebenden Substanz 92 — Deutung der Antitoxine und Immunkörper als freie Rezeptoren (Ehrlich) 92, 93 — als Fermente (Metschnikoff) 93, 94 — Inkubation 95.

D. Schema vom Bau der lebenden Substanz 95—99 — Begriff der Biomoleküle, Ergatiden und Assimilatoren 96 — Haptophore Gruppen, Arbeitsgruppen, Hilfsgruppen 96, 97 — Unterscheidung von Ferment und Enzym 98, 99.

E. Wesen der Fermentwirkung 99—107 — Liebigs und Nägelis Hypothesen 99 — Katalytische Hypothese 100—102 — Besonderheiten der Fermentwirkung 103—105 — Die Fermentationen sind vitale Vorgänge 106, 107 — Literatur 107—109.

6. Kapitel. Atmung. 110

A. Intramolekulare Atmung (Gärung) 110—117 — Alkoholgärung 110—114 — Intramolekulare Atmung bei höheren Pflanzen und bei Tieren 114—116 — Ihre obligatorische Bedeutung (vielleicht ursprüngliche Art der Atmung überhaupt) 116.

B. Sauerstoffatmung 117—121 — Autoxydatoren (Reinke) 117 — Die Oxydasen sind keine Katalysatoren 118—119 — Oxydative Gärungen 119 — Oxydasen als Nukleoproteïde (Spitzer) 120 — Kern ein Oxydationswerkzeug (Loeb) 121.

C. Das Nukleom (sog. Chromatin) 121—130 — Nukleïnkörner 121, 122 — Nukleolen (Beziehung zur Oxydasenbildung) 123—125 — Einfluß des Kerns aufs Sark (Verhalten kernhaltiger und kernloser Zellbruchstücke) 125—128 — Kernplasmarelation R. Hertwigs 128 — Funktionsdauer der Oxydasen 129, 130.

D. Verschiedenes 130—135 — Sauerstoff- und Substratüberträger 130, 131 — Brennstoffe 131, 132 — Überblick über die Bedeutung der Atmung 132, 133 — Drieschs Ansicht über die Atmung 133, 134 — Ermüdung und Erschöpfung 135 — Literatur 135—137.

7. Kapitel. Synthese 138

A. Zuckersynthese 138—142 — Die Baeyer-Loewsche Ansicht 138, 139 — Bau des synthetischen Moleküls (Kollosen) 139—142.

B. Nutrition und Speicherung 142—149 — Nährkörner 143, 144 — Speicherkörner 144—149.

C. Eiweißstoffwechsel 149—159 — Beschaffung des Phosphors und Schwefels 149, 150 — des Stickstoffs 150, 151 — des Kohlenstoffs 151—153 — Loewsche Ansicht der Eiweißsynthese 151—153 — Eigene Anschauung

Seite

153, 154 — Spezifität der Eiweißkörper 155 — Eiweißspaltung im Tier 156 — Pflüger-Verwornsche Ansicht einer Eiweißsynthese im Tier 157, 158 — Keine Luxuskonsumption 159 — Literatur 160.

8. **Kapitel.** Kritik der Pflüger-Verwornschen Zersetzungstheorie u. a. 161
Pflügers Anschauung 161—164 — Verworns Biogenhypothese 165, 166 — Keine Zersetzung der lebenden Substanz beim Stoffwechsel 166—169 — Molekülregeneration gleich Urzeugung 170 — Wertlosigkeit der Zersetzungstheorie 171—174 — Loews Ansicht 174 — Es gibt keine lebende Substanz (Driesch) 175 — Literatur 176.

9. **Kapitel.** Assimilation und Reifung 177
A. Assimilation 177—185 — Wachstumsarten 177—179 — Polymerisation 180, 181 — Assimilation ist eine Art Synthese 183—185.
B. Reifung 185—190 — Konstitutionelle Abänderung der jungen Biomoleküle 185, 186 — Beispiele der differenzierenden Reifung 187—188 — Reifungsreize 188—190.
C. Urzeugung 190—192 — Literatur 192, 193.

10. **Kapitel.** Reizung und Reizspeicherung 194
A. Centralkörner 194—213 — Beschaffenheit und Vorkommen 194—199 — Ursachen der Zellteilungen 199—202 — Zellanlagen bei Mosaikeiern 202—204 — bei Regulationseiern 204, 205 — Überwertigkeit als Teilungsreiz 206, 207 — Reizempfindung am Keim 208—212 — Bau der Reizergatiden 214 — Literatur zu *A* 213—216.
B. Gerüst 216—225 — Reizleitung an Gerüst gebunden 216—221 — Spezifische Nervenenergie 221—223 — Andre Ansichten 223—225.
C. Reizspeicherung 225—229 — Wo werden die Gedächtnisspuren (Erinnerungsbilder) abgelagert? 225—227 — Reizspeicherkörner (Nisslsche Körner) 227—229.
D. Funktionelles 229—239 — Reizspeicherung 229, 230 — Sinneskörner und Leitkörner 231, 232 — Keine Zersetzung der nervösen Substanz bei Funktion 233—235 — Reizsynthese (Gitterbildungen) 235—239 — Stoffwechsel 239 — Literatur 240—241.

11. **Kapitel.** Das Psychische 242
A. Zusammenfassung 242—244.
B. Bewußtsein (Empfindung, Gefühl, Wille) 244—257 — Jeder Erregungszustand ist von Empfindung begleitet 244—246 — Empfindung als Bewußtseinsinhalt 247 — Gefühlston 249 — Ursache der Spiele 249—251 — Qualität der Gefühle 251—253 — Willensregungen 253 — Apperzeption 253—255 — Assoziation 255—256 — Gedächtnis und Phantasie 256, 257.
C. Bewußt und unbewußt 257—265 — Eigenbewußtsein und Organbewußtsein 257—259 — Automatisierung 259, 260 — Primär unbewußte Handlungen 260—262 — Entstehung der Lenkbilder 262—265. Literatur 265, 266.

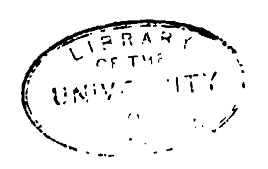
12. **Kapitel.** Fortsetzung 267
A. Psychophysischer Parallelismus 267—271 — Beurteilung des Parallelismus vom realistischen Standpunkte aus 267, 268 — vom idealistischen Standpunkte aus 269, 270.

Seite

B. Solipsismus 271—287— Einwände der Realisten gegen den Idealismus 271, 272 — Zurückweisung der Einwände 272—274 — Die Platonischen Ideen 275, 276 — SCHOPENHAUERS Ansicht darüber 276—278 — Die künstlerische Gefühlsbetrachtung 278—282 — Solipsismus 283—286 — Das Ich 286, 287.

C. Noch ein Beweis des Solipsismus 287—306— Schlaf und Traum 287—289 — Wesen der Erinnerungsbilder und Bedeutung der Zeit 289—291 — Wesen der Begriffe und Platonischen Ideen 291—295 — Vorhersehen und Fernsehen (Selbstbilder) 296—298 — Production der Extensitäten (Erscheinungen und Begriffe) aus den Intensitäten (Gefühlen) 298—302 — Entropie 303—305 — Phylogenie 305—306 — Unmittelbare Wirkung der Intensitäten aufeinander 306 — Literatur 307.

Schlußwort . . . . 308—310



1. Kapitel.

Begriffsumgrenzung.

Was versteht man unter Vitalismus? Diese Frage ist zunächst zu beantworten, bevor an die Besprechung einzelner vitalistischer Probleme gegangen werden kann. Um zu einer genauen Begriffsbestimmung zu gelangen, empfiehlt es sich, bei den verschiedenen Forschern, welche sich mit theoretischen Untersuchungen über das Wesen des Lebens beschäftigt haben, nachzulesen, wie sie den Begriff umgrenzten. Man unterscheidet zunächst zwischen dem alten und neuen Vitalismus. Der Paläovitalismus kommt zu besonders scharfer Fassung im Handbuch der Physiologie des Menschen von J. MÜLLER (1833—1840), so daß es genügt, die hier geäußerten Ansichten kurz kennen zu lernen. Der berühmte Physiologe nimmt eine Lebenskraft an als die einheitliche Ursache und den obersten Ordner aller Lebenserscheinungen, wesentlich verschieden von den anorganischen Kräften. Die Lebenskraft schafft alle Tierarten, besorgt deren Entwicklung, verarbeitet die eingeführten Nährstoffe, stößt die Exkrete ab und verschwindet spurlos beim Tode, den physisch-chemischen Kräften hierbei das Feld räumend, geht dagegen bei der Zeugung auf den Keim des neuen Geschöpfes über, ohne daß dabei die Erzeuger etwas von ihr einbüßen. Sie ist somit eine Naturkraft neben den bekannten, die einer besonderen Form der Materie innewohnt; sie ist immateriell wie alle Kräfte und nur aus ihren Wirkungskreisen bekannt. Diese Anschauung ist der wesentliche Kern der MÜLLERschen Lehre, mit welcher die Ansichten LIEBIGS und anderer älterer Physiologen und Chemiker übereinstimmen. Wie man sich nun auch zu derselben stellen mag, eins muß man ihr zugestehen, daß sie wirklich das ist, wofür sie sich ausgibt, eine vitalistische Anschauung des Lebens. Denn sie nimmt in den Organismen eine besondere Energieart, sei es nun „spezifische Sinnesenergie“ oder eine andere, wirkend an, die sich an den Anorganismen nicht äußert und daher mit Recht die Bezeichnung „vitale Kraft“ verdient. Dies Zugeständnis erscheint auf den ersten Blick hin als ein ganz selbstverständliches; wir werden jedoch bald sehen, daß dem Neovitalismus zum Teil eine gleiche gesunde Basis fehlt, insofern als er eigentlich gar nicht mit dem Wirken einer besonderen vitalen Kraft rechnet.

Ehe dieser auffallende Vorwurf begründet werden soll, seien einige Forscher zitiert, deren Ansichten zu denen der sogenannten Neovitalisten überleiten. Ich beginne mit O. HERTWIG, der z. B. in seiner „Entwicklung der Biologie im XIX. Jahrhundert“ (1901) die schwierige Materie behandelt. Er schildert zunächst den Übergang vom Paläovitalismus zum Mechanismus. Die vitalistische Auffassung des Lebens erfuhr eine starke Erschütterung, als es gelang, organische Verbindungen, die man ja nur aus den Organismen kennt und deren Bildung hier an das Wirken der Lebenskraft gebunden schien, auch künstlich im Laboratorium darzustellen. Die erste aufsehenerregende Entdeckung war die Synthese des Harnstoffs durch WÖHLER (1828). Es folgten andere Synthesen, so die des Zuckers und Alkohols z. B., wodurch die berechtigte, wenn auch bis jetzt nicht in Erfüllung gegangene Hoffnung geweckt wurde, daß es über kurz oder lang gelingen werde, selbst die kompliziertesten aller organischen Stoffe, die Eiweißkörper, an deren Existenz man vor allem die Erscheinungen des Lebens gebunden glaubte, künstlich darzustellen.

Zugleich mit der chemischen Untersuchungsmethode nahm damals auch die physikalische Richtung in der Physiologie eine glänzende Entwicklung. Es gelang nachzuweisen, daß das Auge eine nach den Gesetzen der Optik eingerichtete Camera obscura repräsentiert, daß das Ohr, wie ein physikalischer Apparat, Schallschwingungen durch Vermittlung geeigneter organischer Strukturen, schwingender Membranen und Fasern, die wie die Saiten eines Klaviers auf die einzelnen Töne abgestimmt sind, den Nerven zur Wahrnehmung bringt; daß der Kehlkopf eine Zungenpfeife darstellt; es erschienen ferner die Vorgänge der Resorption und Sekretion durch die physikalischen Gesetze der Filtration und Osmose erklärbar. Man bestimmte mittels des Kalorimeters die im Laufe eines Tages von einem tierischen Körper produzierte Wärmemenge und stellte eine Bilanz des tierischen Energiewechsels auf, indem auf der einen Seite des Kontos die durch die Nahrungsstoffe dem Körper zugeführten, auf der anderen Seite die vom Körper produzierten Energiemengen verzeichnet wurden.

Angesichts dieser großen Triumphe der chemischen und physikalischen Methoden bürgerte sich bei der Mehrzahl der Forscher die Ansicht ein, daß die Physiologie in ihrer Vollendung überhaupt nichts anderes sei als Biophysik und Biochemie. Aus dem Extrem des seichten Vitalismus, wie DU BOIS-REYMOND ihn nannte, verfiel man meist in das entgegengesetzte Extrem eines öden Mechanismus und glaubte in der Erklärung des Lebens nur ein chemisch-physikalisches Problem erkennen zu dürfen. Es empfiehlt sich hier DU BOIS-REYMONDS

Ansicht vom Wesen des Lebens zu zitieren. Er sagt 1894: „Es ist auffallend, daß der wahre und grundlegende Unterschied der beiden Klassen von Gebilden (d. h. der Organismen und Anorganismen) noch nicht allgemein und ausdrücklich anerkannt ist. Er besteht darin, daß in den Krystallen oder den toten Körpern überhaupt, die Materie in statischem Gleichgewichte, sei es nun stabil, indifferent oder labil, in den Lebewesen im dynamischen Gleichgewichte sich befindet." Im Lebewesen ist die Materie im fortwährenden Wechsel begriffen, im Anorganismus dagegen nicht. Daraus resultiert natürlich keine prinzipielle Differenz zwischen beiderlei Gebilden, denn „der das Tier durchrauschende Strom von Materie" wird von denselben Kräften unterhalten wie der statische Gleichgewichtszustand in den toten Körpern.

Doch auch Du Bois-Reymond erkannte das Unzulängliche der mechanistischen Lehre wenigstens in Hinsicht auf die Erklärung der psychischen Vorgänge. Er meint: „Die astronomische Kenntnis des Gehirns, die höchste die wir davon erlangen können. enthüllt uns darin nichts als bewegte Materie. Durch keine zu ersinnende Anordnung oder Bewegung materieller Teilchen aber läßt sich eine Brücke ins Reich des Bewußtseins schlagen." Viel weiter geht O. Hertwig in seiner Beurteilung der Lebenserscheinungen. Nach ihm ist das Leben, ganz abgesehen von der Frage nach dem Wesen des Bewußtseins, mehr als ein chemisch-physikalisches Problem. Er sagte bereits 1899: „Wenn es Aufgabe des Chemikers ist, die zahllosen Verbindungen der verschiedenartigen Atome zu Molekülen zu erforschen, so kann er, streng genommen, überhaupt nicht dem eigentlichen Lebensproblem näher treten. Denn dieses beginnt ja überhaupt erst da, wo seine Untersuchung aufhört. Über den Bau des chemischen Moleküls erhebt sich der Bau der lebenden Substanz als eine weitere höhere Art der Organisation." Die in der lebenden Substanz gebundenen Atome, z. B. Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Eisen, Phosphor sind in ihrer Gebundenheit nicht dieselben Dinge wie, nach verbreiteter Auffassung der Physiologen, in den anorganischen Körpern; vielmehr entfalten sie ganz andere Wirkungsweisen, die einzig und allein durch ihre Eingliederung in höhere Substanzeinheiten bedingt erscheinen. Nach O. Hertwig ist also Voraussetzung der vitalen Erscheinungen eine bestimmte Organisationsstufe des Stoffes, die sich von der der chemischen Verbindungen durch bedeutende Komplikation unterscheidet.

Ähnlich äußert sich Nägeli in seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre. Er sagt auf pag. 580: „Sogar die Entstehung der chemischen Verbindungen und des Krystalls

wird wohl nie mit aller Strenge sich als das notwendige Ergebnis von bekannten Kräften und Bewegungen der Elementatome und der Moleküle dartun lassen. Noch viel weniger wird dies mit der Bildung der Zellen, mit dem Wachstum der Organismen, mit der Fortpflanzung, mit der Vererbung der Merkmale der Fall sein.“ (Pag. 652): „Vergleicht man Einfaches und Zusammengesetztes, so kommt dem Ganzen, weil der Teil in ihm enthalten ist, immer auch die Eigenschaft des Teiles zu; aber der Teil hat nie die Eigenschaft des Ganzen. Da die Funktionen der Moleküle in Anziehungen, Abstoßungen und Bewegungen bestehen, so können wir mit Sicherheit behaupten, daß die Funktionen des Gehirns, somit das Erkennen, auf jenen Elementarfunktionen begründet seien; aber es mangelt uns jede Berechtigung für die Annahme, daß den Molekülen auch das Erkennen zukomme.“ — Da NÄGELIS Aussprüche vom größten Interesse sind, so zitiere ich hier noch folgende. (Pag. 664): „Die Eigenschaften der chemischen Elemente sind zwar nur dem Grade nach, aber doch sprungweise verschieden. Gold, Silber, Eisen, Quecksilber, Chlor, Sauerstoff, Kohlenstoff werden durch keine Zwischenglieder verbunden. Der Nachweis, daß sie nur quantitativen Ursachen ihr Dasein verdanken, läßt sich nicht ausführen, da die Elemente jetzt noch der Scheidekunst widerstehen. Aber nach den Tatsachen, welche uns die chemischen Verbindungen in so reicher Menge bieten, ist es gar nicht unmöglich, daß die verschiedenen Elemente aus den nämlichen Stoffteilchen mit ungleichen Mengen gebundener Kraft bestehen.“ Daraus leitet sich der Gedanke ab, daß allen Elementkomplexen anorganischer und organischer Natur der gleiche Stoff zu Grunde liegt, der aber je nach der Form, unter welcher er auftritt, differente Qualitäten entwickelt. Die Qualitäten erscheinen somit an bestimmte Stoff-Formen gebunden. (Pag. 674): „Wir vermögen nicht einzusehen, wie aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff die Säure des Essigs, die Süße des Zuckers, das Aroma des Kampfers, das Belebende und Berauschende des Weingeistes zusammengesetzt wird, und doch wird niemand so unwissenschaftlich sein und deswegen die Zusammensetzung dieser Substanzen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestreiten wollen. Gleichwohl sind diese Zusammensetzungen um nichts weniger unbegreiflich als die Zusammensetzungen unserer einheitlichen Empfindungen und Vorstellungen aus den Empfindungen zahlreicher Moleküle und die Zusammensetzung unseres einheitlichen Bewußtseins aus zahlreichen Vorstellungen.“

Bei WIGAND finden sich bereits 1876 im II. Band seines bei den Darwinisten verschrieenen Buches: „Der Darwinismus und die Naturforschung NEWTONS und CUVIERS“ ähnliche Anschauungen.

Er sagt auf pag. 250: „Nur insofern wir uns bei der Natur auf die einzelnen Aktionen zwischen zwei zunächst aufeinander wirkenden Teilen beschränken, und zwar auch wieder nur so weit, als diese Wirkungen quantitativ sind, können wir die Natur theoretisch verstehen — kurz wir begreifen den Mechanismus der Natur, nicht aber das Leben." (Pag. 107): „Angenommen, die Chemie gelangte dereinst dazu, die gegenwärtig unterschiedenen 63 Elemente als bloße Komplexe von Urelementen," . . . „etwa als verschiedene, dem Verhältnis von Sauerstoff und Ozon analoge ‚allotropische' Zustände eines einzigen Grundstoffes nachzuweisen," so bleibt doch (pag. 109) „die Tatsache der qualitativen Verschiedenheit in der Natur für uns als eine naturwissenschaftlich unerklärbare, einfach gegebene Fundamentaltatsache stehen." Wir können das Dasein und die Qualität der chemisch zusammengesetzten Naturkörper nicht aus den bekannten Qualitäten ihrer Bestandteile ableiten, denn gerade der Umstand, daß die Bedingungen, unter welchen z. B. Harnstoff künstlich gebildet wird, von denjenigen, unter welchen er in den Tieren entsteht, gänzlich verschieden sind, ist der stärkste Beweis dafür, daß der Grund der Verbindung überhaupt nicht bloß in der Natur der Elemente liegt, sondern daß noch ein die Bedingungen herstellender Faktor hinzukommen muß, welcher im einen Falle das Tier, im anderen Falle der operierende Chemiker ist.

Aus den Gedanken der drei zitierten Forscher resultiert also im wesentlichen, daß in den Organismen, auf Grund ihrer eminent komplizierten chemischen Struktur, Bedingungen für eigenartige Vorgänge gegeben sind, die sonst in der Natur nicht vorliegen. Damit ist nicht direkt das Wirken einer besonderen Lebenskraft behauptet; denn besondere Veranlagungen charakterisieren alle Stoffe den anderen gegenüber, und nur aus den eigenartigen Qualitäten wird hier das eigenartige Verhalten lebender Stoffe abgeleitet. Erscheint somit bei den genannten Forschern die Annahme einer spezifischen Energieart für die Erklärung der vitalen Vorgänge nicht unbedingt notwendig, so bleiben die Qualitäten als eigentliches Geheimnis übrig, worauf am schärfsten WIGAND hindeutet. Zur Entstehung der organischen Verbindungen bedarf es eines die Bedingungen herstellenden Faktors, der in der Organisation der Tiere und Pflanzen, beziehungsweise in der Intelligenz des Chemikers, der der Natur nachahmt, gegeben ist. Die Organismen scheinen also sich durch etwas Neues, Besonderes, das aber keine Lebenskraft ist, von den Anorganismen zu unterscheiden. Was dieses Neue eigentlich vorstellt, wollen wir jetzt prüfen. Die Ergründung seines Wesens stellt die Arbeit der Neovitalisten dar.

Zuerst seien J. Reinkes Ansichten (1899, 1901) besprochen. Reinke geht von dem vielfach beliebten Vergleich der Organismen mit Maschinen aus. Maschinen verrichten eine bestimmte Arbeit auf Grund der ihnen von seiten des intelligenten Erbauers verliehenen Struktur. Sie übertragen Energie in bestimmter Richtung oder wandeln die verschiedenen Energiearten, z. B. mechanische, thermische, elektrische oder chemische Energie, ineinander um. Den einzelnen Teilen der Maschine kommt dies Umwandlungsvermögen nicht zu; die Teile unterstehen vielmehr einem Zwang, der vom Erfinder durch ihre bestimmte Kombination ausgeübt wird. In der Maschine herrscht — dominiert — die Absicht des Erfinders über das Baumaterial. Diese Absicht ist für die Dauer der Maschinenexistenz ihr aufgeprägt und findet ihren sprechenden Ausdruck in der Konfiguration; Reinke bezeichnet sie als Dominante, welche über die Energien, die der Maschine zufließen und von ihr zweckmäßig verwendet werden, herrscht. Die Dominante stellt das vor, was man gewöhnlich „Bedingung des Systems“ nennt; Reinke nennt sie mit Lotze eine „Kraft zweiter Hand“ oder auch eine „Oberkraft“, weil sie die bekannten Energien beherrscht.

Der Begriff der Dominante wird nun auf die Organismen übertragen. Auch die Organismen sind Maschinen, in denen Energieumwandlungen sich abspielen. Die Art der Umwandlung ist durch die Struktur des betreffenden Organismus, durch seine Konfiguration oder, mit anderem Worte: durch seine Dominante bedingt; ohne die Annahme von Dominanten wären die spezifischen Vorgänge in den Organismen nicht zu verstehen, da sie in einer gesetzmäßigen Verknüpfung verlaufen, die aus der Qualität der Teile sich nicht von selbst ergibt. Derart kommt Reinke zu der Anschauung, daß in den Organismen zu den Bestandteilen derselben tatsächlich etwas Neues hinzukommt. Dieses Neue ist aber keine spezifisch vitale Energie, sondern nur eine gesetzmäßige Lenkung der bereits bekannten Energien, die an den Elementen der Organismen sich ebenso äußern, wie an denen der Anorganismen.

Die Reinkesche Dominantenlehre ist ein bedeutender Fortschritt gegenüber den oben dargelegten Anschauungen, denn sie formuliert scharf eine Grundbedingung organischen Geschehens, die früher nur unbestimmt erkannt wurde, nämlich die Abhängigkeit aller Vorgänge von der spezifischen Struktur des Organismus, in dem sie sich abspielen. Diese Lehre ist aber keine vitale, wie wir gleich sehen werden, sondern vielmehr, insofern sie den Organismus für eine Maschine erklärt, in der nur eine Lenkung und Umwandlung bekannter Energien stattfindet, stellt sie sich wirklich,

wie REINKE selbst meint, als eine mechanistische Naturauffassung dar. Man verläßt den Boden einer solchen nicht, wenn man Dominanten annimmt, da diese nicht Kräfte, vergleichbar den physikalischen und chemischen sind, sondern nur Geschehensbedingungen, die aus besonderer Struktur resultieren. Es taucht vielmehr die Frage auf, ob nicht auch den niederen Stoff-Formen solche Geschehensbedingungen entsprechen. Diese Frage ist vor allem von DRIESCH (1901) eingehend diskutiert worden, weshalb wir uns jetzt einer genaueren Darlegung seiner Ansichten zuwenden wollen. Dabei wird es gut sein, denselben Weg einzuschlagen, den DRIESCH bei Entwicklung seiner Ansichten verfolgte. Wir werden dabei zugleich sehen, aus welchem Grunde seine Auffassungen von anderen und von ihm als vitalistische bezeichnet werden konnten. — Auf REINKE wird später noch zurückzukommen sein.

Die Organismen zeigen eine Besonderheit gegenüber den Anorganismen, die von jeher das größte Interesse auf sich gezogen hat: sie entwickeln sich. Die Gewinnung der definitiven Form, die Ontogenese, bildet ein Problem, um dessen Lösung sich die Forscher mit Vorliebe bemüht haben. Zunächst nahm man natürlich eine besondere Lebenskraft, einen Bildungstrieb (nisus formativus) an, der, meist ausgelöst durch die Befruchtung, das Ei zur Umbildung in das fertige Tier anregt. Diese Anschauung wurde später verworfen und durch die von DRIESCH als „maschinelle komplikative Zerlegungstheorie" benannte Hypothese WEISMANNS und ROUX' ersetzt, nach welcher dem Ei ein äußerst komplizierter Bau zugeschrieben wird, der unter Zerlegung in immer Einfacheres, bedingt allein durch chemisch-physikalische Agentien, die Entwicklungsphänomene ermöglicht. DRIESCH zeigte nun durch zahlreiche interessante Experimente, daß von einer Zerlegung differenter Strukturen in vielen Fällen nicht die Rede sein kann, da das befruchtete Ei bei der Furchung in völlig gleichartige Furchungszellen zerfällt, so daß die ersten Entwicklungsstadien sogenannte harmonische äquipotentielle Systeme repräsentieren, in denen jede Zelle, in Hinsicht auf die differenten Eigenschaften des fertigen Tieres, alles zu leisten, ja bei Isolierung sogar eine Ganzlarve zu liefern vermag. Wie erklärt sich aber unter solchen Umständen die ungeheure Mannigfaltigkeit der Strukturen im fertigen Organismus? Die Differenzierung in der Entwicklung sollte, nach DRIESCH' früherer Ansicht, allein durch sogenannte formative Reize, welche das Ei und die Entwicklungsstadien treffen, zu stande kommen. Indessen erkannte DRIESCH bald, daß die aus der Physiologie bekannten Reizarten nicht zur Darstellung der Entwicklungsphänomene genügen, daß vielmehr, wie er sich ausdrückt, „durch die Experimental-

forschung Verhältnisse aufgedeckt seien, denen überhaupt nicht maschinell, d. h. mit den bisher wissenschaftlich behannten Geschehensfaktoren, beizukommen sei". Er fand, daß gewisse Lokalisationsverhältnisse der Differenzierung zur Zulassung der „Autonomie" von Lebensgeschehnissen, populär gesprochen, zur Zulassung des Vitalismus nötigen.

Driesch findet also die Entwicklungsphänomene nur durch Annahme von autonomen, d. h. nur den Organismen zukommenden Wirkungsbedingungen erklärbar. Diese Wirkungsbedingungen werden uns unter sehr verschiedenen Namen vorgeführt. Sie heißen organisatorische Tendenz des Keimes, zweckmäßig wirkende potentielle Veranlagung, conditio finalis, Substanzialität der Form, Entelechie nach Aristoteles. Driesch vergleicht sie aber auch, und das ist von großer Wichtigkeit, mit den Konstanten der Physik und Chemie. Unter Konstanten versteht man die Veranlagungen der Stoffeinheiten verschiedener Organisationshöhe in Hinsicht auf die spezifische Verwertung zugeführter Energiemengen. Sie sind Systemsbedingungen, von denen es abhängt, welche Energien sich an einem Stoffe äußern können und in welcher Intensität das möglich ist. Die spezifische Wärme eines Stoffes kennzeichnet sein konstantes Verhalten bei Zuführung einer bestimmten Menge thermischer Energie. Glas zeigt gegenüber der Reibungselektrizität ein anderes konstantes Verhalten als Eisen, beide sind eben durch differente physikalische Konstanten charakterisiert. Diese Konstanten sind bestimmend in Hinsicht auf die Quantität der Energieäußerungen; es gibt aber auch Konstanten, welche die Umwandlung zugeführter Energiemengen in andere vermitteln, also qualitätsbestimmend sind. So wird z. B. Turmalin durch Erwärmung elektrisch, es wird in ihm also thermische in elektrische Energie umgewandelt.

An den chemischen Stoffen sind, nach Driesch, entsprechende Konstanten in den Affinitäten, die gegen andere Stoffe geäußert werden, zu erkennen. Atome und Moleküle vermögen sich nur mit bestimmten anderen Stoffen chemisch zu verbinden; dieses Wahlvermögen repräsentiert ihre Affinität, die als Konstante zu bezeichnen ist. Driesch sagt (1901, pag. 202): „Jeder chemische Stoff repräsentiert einen Komplex von physikalischen Konstanten, seine chemische Konstante drückt nun aus, wie er sich zu anderen Komplexen von physikalischen Konstanten in Bezug auf die Schaffung neuer Komplexe stelle." Über das Wesen der Affinität heißt es pag. 202: „Der Begriff der Affinität ist eine intensive Mannigfaltigkeit: er ist als Naturgröße eins." Hierauf muß besonderes Gewicht gelegt werden. Denn ein chemischer Stoff, der aus Atomen zusammengesetzt ist,

zeigt eine allen seinen Teilen insgesamt zukommende Qualität, die aus den physikalischen Konstanten der einzelnen Teile nicht abgeleitet werden kann; sie repräsentiert etwas Elementares, das an eine bestimmte Stoffmannigfaltigkeit gebunden ist und bei der Zerlegung derselben in die einzelnen Komponenten wieder verschwindet. Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff verlieren ihre physikalischen Konstanten nicht, wenn sie sich zur Kohlensäure verbinden; in dieser aber entwickeln sie eine Affinität zum Kalk, die ihnen in getrenntem Zustande völlig fremd ist. Das Neue, was sich jetzt an ihnen bemerkbar macht und auf das bereits oben bei Zitierung von HERTWIG, NÄGELI und WIGAND hingewiesen wurde, ist an die neugebildete Stoffeinheit gebunden und als deren konstante besondere Veranlagung zu bezeichnen.

„Nur dem Grade der Kompliziertheit nach", sagt DRIESCH, „unterscheiden sich unsere biologischen Elementarbegriffe vom Elementarbegriff der Chemie, der Affinität, ebenso wie diese nur gradweise von den physikalischen Konstanten zweiter Art verschieden war." Elementarbegriffe sind sie in ihrer Kennzeichnung von Naturgrößen alle, da in ihnen das Mannigfache zu Untrennbarem vereint erscheint; sie können daher als intensive Mannigfaltigkeiten bezeichnet werden. Sie repräsentieren Potenzen, die notwendigerweise zur vollständigen Kennzeichnung des Wirklichen gehören. Freilich stellt sich im Biologischen „das intensive Potentielle in anderer Form dar, als das intensive Potentielle der Chemie, nämlich als Entelechie im Gegensatz zur Dynamis, um des ARISTOTELES Worte zu gebrauchen". Denn die physikalischen und chemischen Potentialitäten beziehen sich auf äußeres und sind daher Dynamis*) im Sinne des ARISTOTELES;

*) Dynamis bezeichnet das latente Wirkungsvermögen der Stoffe, die ihnen innewohnende potentielle Energie, und kann deshalb nicht auf die anorganischen Konstanten bezogen werden, die nur das Maß und die Qualität des Wirkungsvermögens bestimmen. Sie sind nur von Bedeutung in Hinsicht auf die Energie, die sich an ihnen äußert, aber nicht diese selbst. Man darf sie deshalb auch nicht als Potenzen (Potentialitäten) bezeichnen, da Potenz eben die versteckte Energie (Dynamis) bedeutet. Immerhin ist die Fassung der Begriffe bei ARISTOTELES eine wenig scharf bestimmte und praktisch schwer verwendbare. Das gilt vor allem für den Begriff der Entelechie, die sowohl als die den Stoff gestaltende Entwicklung (Bildungstrieb nach BLUMENBACH, causa finalis) als auch als das vollendete Ding selbst (primäre ursprüngliche Entelechie, substantielle Form) bestimmt wird. Als substantielle Form faßt auch DRIESCH die Entelechie auf, indem er sie Systemsbedingung nennt; aber indem er sie wirkend einführt (siehe unten), deutet er sie als Bildungstrieb, was entschieden zu verwerfen ist. W i r h a b e n g a n z i m a l l g e m e i n e n a n d e n S t o f f e n (auch den biologischen) f o l g e n d e z w e i w e s e n t l i c h e F a k t o r e n z u u n t e r s c h e i d e n: d i e K o n s t a n t e n (S y s t e m s b e d i n g u n g e n), welche oben definiert wurden, u n d d a s

dagegen ist ein „Lebenskörper als Ding an und für sich schon etwas, das eine große Reihe von Veränderungen voraussetzt, ehe es fertig ist". „Daher erwachsen der Biologie von vornherein ganz andere Probleme als der Chemie und Physik." Da sich die Konstante des Lebenskörpers als eines Ganzen in Zeit und Raum evolviert, so sind die Gesetze dieses Evolvierens naturgemäß das erste Problem der Biologie. „Es kommt dazu, daß sie zunächst das einzige sind, das einigermaßen gefördert ist. Zwar ist auch eine Wissenschaft der Beziehungen der lebenden Körper denkbar und seitens der Variationsforscher sind hier bereits Ansätze zur exakten Erforschung gemacht;" aber diese Wissenschaft steckt noch vollständig in den Kinderschuhen. Wir müssen uns daher zunächst mit dem Studium des Evolviertwerdens der lebenden Formen begnügen und es hat die oben gewählte Bezeichnung der biologischen Konstanten als Entelechien darin ihren Grund, daß sie uns zur Zeit nur in Hinsicht auf die Entwicklungsvorgänge der Lebenskörper näher bekannt sind, nicht aber in Hinsicht auf die Beziehungen der Körper gegen außen hin. Betont muß werden, daß auch diese Entelechien als Naturgrößen ebenso einfach und unteilbar sind wie die Konstanten der physikalischen und chemischen Stoffe; während doch zugleich ein Lebenssystem in seinen Teilen eine Fülle physikalischer und chemischer Konstanten umschließt. Somit sind die physikalischen und chemischen Stoffe, die einen Organismus aufbauen, in diesem, da sie seinen biologischen Konstanten unterstehen, andere Dinge als im freien Zustande; es ist zu ihren Konstanten noch etwas Neues hinzugekommen, das an die höhere Organisationsstufe des Stoffes gebunden erscheint und wieder verschwindet, wenn diese Stufe zu Grunde geht.

Ist DRIESCH auf Grund der hier mitgeteilten Anschauungen überhaupt ein Vitalist zu nennen? Diese Frage muß sich jedem aufdrängen, der von REINKE hört, daß er sich selbst einen Mechanisten nennt. Denn die Dominanten REINKES werden von DRIESCH (1902) mit den biologischen Konstanten verglichen, wenigstens insoweit, als sie qualitätsbestimmend sind, d. h. die Spezifität der geschehenden Effekte bestimmen. DRIESCH selbst nennt sich einen Vitalisten, da er sagt (1901, pag. 178): Daß sich die Entelechie in der Ausgestaltung der Keime manifestieren kann an jedem beliebigen Quantum des Keimes, das ist das Autonome, das „Vitalistische" am Geschehen. Da er sich indessen bewußt ist, daß seine Anschauungen wesentlich ver-

---

Wirkungsvermögen (Kraft), das man in seiner direkten Beziehung zur Arbeitsleistung des betreffenden Systems Energie (RANKINE) nennt. — Über die Aristotelischen Begriffe siehe besonders bei LIEBMANN.

schieden von denen der Paläovitalisten sind, so zieht er es vor, statt vom Vitalismus von der „Autonomie der Lebensvorgänge" zu reden. Aber insofern DRIESCH sich diese Autonomie anders vorstellt als die Paläovitalisten und das Wirken einer besonderen Lebenskraft in den Organismen verwirft, ist er weder ein echter Vitalist noch ein Autonomist, wie man sich kurz ausdrücken kann. Denn das, was er autonome Lebensvorgänge nennt, ist ein gänzlich unmögliches Geschehen, wie im folgenden dargelegt werden soll.

Um nachweisen zu können, daß die DRIESCHschen Anschauungen unhaltbare sind, müssen wir die Vorgänge, die ihn zur Einführung der Lebensautonomie nötigten, etwas näher betrachten. Er durchschnitt (1899) eine ausgebildete Gastrula von *Sphaerechinus granularis* im Äquator, so daß jede Hälfte das halbe Ektoderm und den halben Urdarm enthielt. Beide Hälften schließen sich zunächst und die Wunden verheilen; „aber nicht nur dieses, sondern der Darm jedes der beiden Teilprodukte gliedert sich später in richtiger Proportionalität in Vorder-, Mittel- und Enddarm". Für diese „proportionalrichtige Dreigliederung des Darmes der zerschnittenen Larven läßt sich ein zureichender Grund unter den uns bekannten formativen Reizarten nicht ausfindig machen; sie weist vielmehr auf eine Geschehensart prinzipiell—nicht—maschineller, spezifisch—vitaler Art hin". Er erörtert die Möglichkeit, ob Agentien der Außenwelt (Licht, Schwerkraft, Salinität, Temperatur u. a.) als Auslösungsursachen in Betracht kommen, und verneint sie ebenso wie die andere Möglichkeit, ob die differente Entwicklung der Urdarmzellen, die eben Anlaß zur Gliederung wird, aus irgend einer gegebenen, vom Ei übernommenen inneren Strukturdifferenz abzuleiten, also maschinell zu erklären sei. Somit kommt er zu dem Schlusse, daß die Lokalisation der Entwicklungsvorgänge bei Mangel an lokalisierenden äußeren Ursachen und bei örtlicher Gleichartigkeit des Materials durch einen rätselhaften „Einfluß der Lage im Ganzen" bedingt werde. Als Ursache der Lokalisation ist die Entelechie des Keimes anzusehen, welche auf die betreffenden Punkte, wo ein verändertes Geschehen, also ein differenzierender Vorgang eintreten soll, einwirkt. Die „prospektive Bedeutung" eines beliebigen Keimteiles ist „Funktion seiner relativen Lage im Ganzen", d. h. was aus dem Keimteil werden soll, hängt nicht allein von seinen eigenen Qualitäten, sondern auch von der Entelechie (Veranlagung) des ganzen Keimes ab, die direkt in den Entwicklungsverlauf, ortsbestimmend für differente Zellreifung, eingreift. Man kann sich dieses Eingreifen als bestimmt gerichtete Fernkraftwirkung, die etwa von einem der Achsenendpunkte des Urdarms

ausgeht, vorstellen; die „primäre Richtungsorganisation" des Keimes bedingt die Existenz solch different gekennzeichneter Punkte.

DRIESCH hat im Stamm der *Tubularia*, im Stolo und im Kiemenkorb der *Clavellina* noch weitere harmonisch-äquipotentielle Systeme gefunden, deren lokal differente Entwicklung nach ihm nur auf regulatorisches Eingreifen von im System gegebenen Faktoren zurückgeführt werden kann. Mag man sich dies Eingreifen als Fernkraftäußerung oder beliebig anders vorstellen, jedenfalls ist es ein Wirken, wie es sonst in der ganzen Natur nicht vorkommt und wie es überhaupt nicht vorstellbar ist. Eine Betätigung der Konstanten anorganischer Stoffe am eigenen System gibt es nicht und es unterliegt keinem Zweifel, daß es dieselbe auch an biologischen Stoffen nicht geben kann. Das ergibt sich mit Notwendigkeit aus der Fassung der Begriffe von selbst. Die Veranlagung der vitalen Systeme, die DRIESCH als Entelechie bezeichnet und mit den Konstanten der anorganischen Welt vergleicht, ist auch nach ihm nichts weiter als Systemsbedingung; sie bestimmt wohl den Ablauf eines Geschehens am System, insofern diesem Energien zuströmen, aber sie kann nicht selbst wirkend vorgestellt werden, da sie eben dann nicht mehr unter den Konstantenbegriff, sondern unter den Energiebegriff fällt. Wenn DRIESCH, wie es der Fall ist, eine causa finalis verwirft und nur eine conditio finalis, die in den Bedingungen des Systems gelegen ist, gelten läßt, so verwirft er zugleich die doch von ihm verwertete Möglichkeit, daß in den Systemen eine besondere Energieart wirkt, deren Äußerungen allerdings, wie wir gleich sehen werden, auch anders ausgelöst gedacht werden müssen, als DRIESCH es für die Betätigung der Entelechie annimmt.

Nach DRIESCH soll das Energieprinzip gar nicht in Betracht kommen. Aber wenn die Entelechie wirkend gedacht wird, so kann sie nur als Bildungstrieb und demnach als eine besondere vitale Energie aufgefaßt werden. Was wirkend an den Systemen sich äußert, ist notwendigerweise Kraft beziehungsweise Energie. Setzen wir nun den Fall, daß tatsächlich in den biologischen Keimen ein Bildungstrieb wirke, der die Mannigfaltigkeitsentwicklung aus gleichartigen Zellen vermittelt. Dann müssen wir fragen, welche Ursache ist für jede spezielle Äußerung des Bildungstriebes anzunehmen? Nach DRIESCH sind solche Einzelursachen nicht nötig. Er sagt: „So darf also höchstens von einer ‚Ursache' der Gesamtheit der Differenzierungsgeschehnisse an einem gegebenen harmonisch-äquipotentiellen System gefragt werden." Ferner: „Die Realisierung unseres Systems geschah nun selbst wieder auf Basis der Potenz eines anderen; war dieses

andere System wieder ein harmonisch-äquipotentielles, so gehörte sie, mit dem durch sie bedingten harmonischen Ablauf, selbst einem früheren harmonischen Ablauf an, und es ist nicht erlaubt, von einer Sonderursache für sie zu reden. So kann der harmonische Ablaufszyklus etappenartig weiter rückwärts gehen, ohne daß je von Einzelursachen geredet werden dürfte." „Aber schließlich wird man in der Rückverfolgung der Abläufe stets doch an einen Punkt kommen, wo der Ort eines Systems durch eine wahre Einzelursache als Einzelgeschehen bestimmt ist, mag dieser Punkt auch erst beim Formbildungsausgang erreicht werden." Das heißt, so viel ich verstehe, daß mit der Befruchtung die Ursache für alle Betätigungen des Bildungstriebes am Keime gegeben sei.

Aber diese Anschauung ist nicht haltbar. Ein Bildungstrieb muß, wenn anders ihm überhaupt Bedeutung zugeschrieben werden soll, seinen Sitz in jedem Teilchen eines Keimes haben, dessen Entwicklungsrichtung er bestimmt; er kann nicht gewissermaßen über dem ganzen System schweben und von Zeit zu Zeit bestimmend in das Geschehen eingreifen. Für jedes Eingreifen, das sich an den einzelnen Teilchen abspielt, muß eine besondere Ursache gefordert werden. Die Bedeutung des Bildungstriebes wäre im DRIESCHschen Beispiel darin zu suchen, daß er eine zweckmäßige Veränderung an den Teilchen, die als Umdifferenzierung, besser als Reifung zu bezeichnen ist, veranlaßt. Die Einschnürung der Urdarmanlage in der Echinidengastrula würde dadurch hervorgerufen, daß die gleichveranlagten Zellen auf einen äußeren Reiz hin sich different entwickeln; richtiger, daß die letzten lebenden Teilchen in bestimmt gelegenen Zellen auf Grund des in ihnen wirkenden Bildungstriebes zum Teil eine einseitige Reifung erfahren, die eben den Zellen ein abweichendes Gepräge gegenüber den benachbarten verleiht und so die Einschnürung bedingt. Ein maschinelles Geschehen ist, wie DRIESCH meint, ausgeschlossen, da die Zellen oder deren Teilchen alle gleich veranlagt sind; man darf wohl auch als Tatsache annehmen, daß das der Fall ist, wenn auch die DRIESCHsche Beweisführung nicht als völlig zureichende bezeichnet werden kann. Ein autonomes Geschehen im Sinne DRIESCH's kann es aber nicht geben, da für jeden Einzelvorgang eine besondere Ursache gefordert werden muß. Nach DRIESCH' löst die Befruchtung gewissermaßen einen Energievorrat aus, der sich nach und nach ganz von selbst wirkend betätigt und aufbraucht — ein ganz unmöglicher Gedanke, da mit dem Begriff der Energie beziehungsweise Kraft, schon verbunden ist, daß sie immer zur Verfügung steht, aber auch immer nur auf eine bestimmte Ursache hin sich an einem System betätigt. Welcher Art diese Ursachen sein dürften, wird im Kap. 10

ausführlich erörtert werden. Es sind Reize, die sich aus den Lagebeziehungen der Zellen zueinander ergeben. Sie würden aber an den äquipotentiellen Zellen keine differente Entwicklung auszulösen vermögen, wenn nicht die Zellen zu besondrer Energiebetätigung befähigt wären, die ihnen anpassende Abänderung gestattet, zu einem Vorgang, der nur an biologischen Stoffen möglich ist und ausführlich in Kap. 9 u. 10, aber auch minder eingehend in allen übrigen Kapiteln zur Sprache kommt. (Siehe auch das weiter unten Gesagte.)

Wir sehen also, daß die Drieschsche Lehre von der Autonomie der Lebensvorgänge nicht beibehalten werden kann. Fassen wir die Entelechien der biologischen Systeme als Konstanten oder Systemsbedingungen auf, so ist absolut unersichtlich, wie sie regulatorisch, lokalbestimmend in das Entwicklungsgeschehen eingreifen könnten, da sie ja nur die spezielle Verwertung zuströmender Energiemengen, also ursachsetzender Faktoren, zu bestimmen vermögen. Fassen wir sie als Bildungstrieb, also als eigenartige Energie, die in den Systemen sich betätigt, was Driesch ja verwirft, auf, so muß für jede Betätigung eine bestimmte Ursache gefordert werden, wenn wir nicht zu unmöglich erscheinenden Vorstellungen getrieben werden sollen. Für jeden nach Driesch nicht durch äußere Ursachen bedingten Vorgang am lebenden System ist dennoch eine solche Ursache vorauszusetzen und es wird auch im Kap. 10 gezeigt werden, daß sie nicht fehlt. *Daher liegt in der Lokalisation gar kein besonderes Problem vor, aber überhaupt nicht in der ganzen Entwicklung. Diese erklärt sich vielmehr*, wie wir gleichfalls im Kap. 10 sehen werden, *aus der stofflichen Überwertigkeit der Keimzellen, die sich auf Grund innerer Einrichtungen in normalwertige Zellen umwandeln, was allerdings nur durch eine in den lebenden Stoffeinheiten sich betätigende besondere vitale Energie möglich ist.* Autonom sind die Lebensvorgänge, aber die Autonomie ist nicht dort zu suchen, wo Driesch sie sucht. Wenn wir uns genau an die von Driesch selbst verwerteten Begriffe halten, ist ein autonomes Geschehen überhaupt ausgeschlossen.

Was für die Drieschschen Entelechien gilt, gilt auch für die Reinkeschen Dominanten. Kräfte zweiter Hand oder Oberkräfte, die in den Stoffen die Energien lenken, können gleichfalls nur insoweit regulatorisch in den Entwicklungsgang eingreifen, als einer differenten Ursache auch eine differente Lenkung entspricht. Man tut wohl besser, die Reinkeschen Benennungen zu vermeiden, da

ihnen doch immer etwas vom Kraftbegriff anhaftet. Der Ausdruck „Konstante“ erscheint geeigneter, da, wie bereits bemerkt, im Begriff Potenz mehr enthalten ist, als den Systemsbedingungen füglich zugeschrieben werden darf. Dem Dominantbegriff ist auch durch die spezielle Art der Einführung ein Beigeschmack gegeben worden, der unbedingt abgestreift werden muß. Weil Maschinen von intelligenten Wesen erbaut werden, nennt Reinke auch die Maschinendominanten intelligent. Das ist, wie auch Driesch meint (1902), völlig grundlos und irreleitend; eine Konstante ist nicht intelligent, sie kann höchstens zur Äußerung von Intelligenz befähigen. Ferner setzt nach Reinke die Dominantwirkung immer Maschinenstruktur voraus; von einem direkten Vergleich der in den Organismen wirkenden Dominanten mit den physikalischen und chemischen Konstanten ist daher bei Reinke überhaupt keine Rede. Doch finden sich bei ihm Stellen, wo er zutreffend als „Kräfte zweiter Hand“, z. B. auch die lichtbrechende Kraft des Diamanten oder die doppeltbrechende Kraft des Kalkspats, welche physikalische Konstanten repräsentieren, auffaßt. Schließlich glaubt Reinke, daß die psychischen Kräfte der Organismen den Maschinendominanten entsprechen, und hat dabei besonders die unbewußt psychischen Kräfte, speziell die Instinkte im Auge, da er als besonders bemerkenswerte Eigenschaft der Instinkthandlungen ihre maschinenmäßige Sicherheit bezeichnet.

Aus jedem Akt der Entwicklungsgeschichte soll nach Reinke eine unbewußte Intelligenz sprechen. Es soll kein wesentlicher Unterschied darin bestehen, wenn die Spinne ein Netz zum Fang ihrer Beute webt oder wenn sie entwicklungsgeschichtlich ihre Beine mit einem Chitinpanzer umschient und ihre Mundwerkzeuge oder ihre Spinndrüsen ausbildet; wenn der Dachs seinen Wintervorrat als Fett unter der Haut ansetzt oder wenn der Hamster ihn in Gestalt von Körnern in seinen Bau zusammenträgt; wenn die Nebenwurzeln einer Pflanze in anderer Richtung wachsen als die Hauptwurzeln, wenn Chlorophyll oder Honig gebildet wird. Kurz alle physiologischen Vorgänge in den Organismen sind nach Reinke durch Instinkthandlungen geregelt, was einer Umdeutung des Begriffes Instinkt entspricht, die wohl von keinem Psychologen gebilligt werden dürfte. Aber wohl gerade diese Äußerungen Reinkes haben ihn in erster Linie in den Geruch eines Vitalisten gebracht, während er sich selbst als einen Mechanisten bezeichnet.

In der Tat kann Reinke auch nur in Hinsicht auf den Vergleich seiner Dominanten mit psychischen Kräften ein Vitalist genannt werden. Er führt damit ein ganz neues Element bei der Beurteilung der vitalen Vorgänge ein, das wir z. B. bei Driesch gar nicht be-

rücksichtigt finden. In den psychischen Vorgängen liegt der wahre Kern der Vitalität, wie wir sehen werden; nur sind die Dominanten, beziehungsweise die Konstanten nicht psychische Kräfte, sondern sie sind nur die notwendigen Systemsbedingungen für die Äußerungen einer besonderen Energieart, die eben als psychische bezeichnet werden kann (siehe die folgenden Kapitel, besonders Kap. 11). Indem die biologischen Stoffe weit reicher veranlagt sind als die anorganischen, gestatten sie die Möglichkeit von Vorgängen, die sonst nicht in der Natur beobachtet werden.

Viel schärfer diesem Kern der vitalen Frage zugewandt und derart direkt an den Paläovitalismus anknüpfend sind die Anschauungen G. WOLFFS. WOLFF findet, gleich anderen Forschern, jeden Vorgang an der lebenden Materie als einen zweckmäßigen charakterisiert. In seiner Schrift: Mechanismus und Vitalismus (1902), wie ja auch in früheren Arbeiten, setzt er in klarster Weise auseinander, daß die Zweckmäßigkeit des vitalen Geschehens durch die Wirkung der physikalisch-chemischen Kräfte nicht erklärbar sein dürfte. Den BÜTSCHLIschen dysteleologischen Versuch, die Zweckmäßigkeit direkt zu bestreiten, weist er ausführlich zurück und faßt seinen Standpunkt zum Schluß in folgenden Worten zusammen. „Eine Verschiedenheit der Auffassung besteht also in Wirklichkeit nicht bezüglich der Frage, ob eine Zweckmäßigkeit existiert, sondern nur bezüglich der Frage, wie man sich zu dieser Tatsache verhält. Vitalist und Mechanist stehen derselben Tatsache gegenüber. Der Mechanist sagt: sie ist mechanistisch zu erklären. Der Vitalist sagt: dies ist bis jetzt noch niemandem gelungen; denn der einzige Versuch, der DARWINsche, ist so vollständig mißglückt, daß er heute von der Mehrzahl der Biologen für verfehlt gehalten wird." „Der wissenschaftliche Standpunkt ist also derjenige, der die gegebene Tatsache der organischen Zweckmäßigkeit, für die unser Verständnis vorläufig nicht ausreicht, als das spezifisch biologische Problem hinnimmt, ohne es zu leugnen und ohne es zu verschleiern. Das ist der Standpunkt des Vitalismus."

Dieser Standpunkt wird, so wichtig er auch ist, von DRIESCH nicht geteilt. Nach DRIESCH ist der Begriff des teleologischen Geschehens viel weiter als der des Vitalismus, da er nicht allein die „dynamische Teleologie", wie seine Lehre vom lokalisierenden Wirken der Entelechie genannt wird, sondern auch die „statische Teleologie" die Maschinentheorie des Lebens, welche das zweckmäßige Geschehen auf vorgebildete Strukturen zurückführt, umfaßt. Indessen eine dynamische Teleologie im Sinne DRIESCH' gibt es nicht, wie oben dargelegt ward, und aus den vorliegenden Systemsbedingungen kann zweck-

mäßiges Geschehen nicht allein abgeleitet werden, weshalb jede Maschinentheorie des Lebens unhaltbar ist.

WOLFF läßt die Frage, ob die Zweckmäßigkeit des vitalen Geschehens unbedingt auf Beteiligung psychischer Faktoren zurückzuführen ist, offen, scheint ihr jedoch, da er eine andere Möglichkeit zweckmäßigen Geschehens als durch Einfluß einer Psyche nicht kennt, zuzuneigen. Er würde sich also der Ansicht C. E. v. BAERS anschließen, der die Zielstrebigkeit, die er überall in den vitalen Vorgängen erkennt, auf das Wirken eines vernünftigen, zwecksetzenden Bewußtseins zurückführt, indem er sagt: „Einen Zweck können wir uns nicht anders denken, als von einem Wollen und Bewußtsein ausgehend. In einem solchen wird denn auch das Zielstrebige seine tiefste Wurzel haben." (Reden, II. pag. 473.) — Nicht in dieser Richtung laufen die Gedanken PFLÜGERS und COSSMANNS. PFLÜGER führt das zweckmäßige Geschehen auf ein „teleologisches Kausalgesetz" zurück, das folgendermaßen lautet: „Die Ursache jedes Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung desselben." COSSMANN wiederum konstruiert ein eigenartiges teleologisches Naturgesetz, nach welchem jedes biologische Geschehen sich in drei Glieder, ein Antecedens, Medium und Succedens zerlegt, von denen das Medium nicht allein vom Antecedens, sondern auch vom Succedens abhängig ist. Es braucht hier auf diese Anschauungen nicht näher eingegangen zu werden, da sie das in Frage stehende Zweckmäßigkeitsproblem nur formulieren, nicht aber zu seinem Verständnis wesentlich Neues beitragen. — Zu übergehen sind die Anschauungen BUNGES. Mit dem Ausspruch: „In der Aktivität — da steckt das Rätsel des Lebens", ist für uns nichts gewonnen. — Von ALBRECHT ist zu erwähnen, daß seine Anschauungen Beziehungen zu denen von DRIESCH zeigen, da die von ihm erkannte „unüberbrückbare Kluft" zwischen den Lebenserscheinungen und den physikalisch-chemischen Vorgängen sich aus dem „Problem der lebenden Form" ableitet, während er die Annahme einer vitalen Energie zurückweist.

Die Fragestellung, mit der wir an das vitale Problem herantreten, erscheint nun präzis gegeben. Es muß gefragt werden: wie erklärt sich die Zweckmäßigkeit des biologischen Geschehens? An der Tatsache der Zweckmäßigkeit ist, wie WOLFF mit Recht betont, nicht zu zweifeln; es fragt sich nur, ob zweckmäßiges Geschehen maschinell erklärt werden kann oder nicht. Da gilt es zunächst einzelne zweckmäßige Vorgänge etwas genauer auf ihr Wesen zu prüfen. Zweckmäßig ist ein Vorgang, wenn er in Hinsicht auf ein be-

stimmtes Ziel ausgeführt wird. Ein drastisches Beispiel bildet die Regeneration der Linse vom Irisepithel aus bei Urodelenlarven, die besonders von Wolff und Fischel eingehend studiert wurde und nur durch teleologische Betrachtungsweise zu begreifen ist (mit Wolff gegen Fischel). Auf einen bestimmten Reiz hin (Entnahme der ursprünglich ausgebildeten, vom Epiderm stammenden Linse) reagieren gewisse Zellen des vom Gehirn stammenden Augenbechers durch Bildung einer neuen Linse. Diese Reaktion ist zweckmäßig in Hinsicht auf das Sehbedürfnis des regenerierenden Tieres; diesem Bedürfnis zu genügen bildet das Ziel. In Hinsicht auf die Ursache allein (Linsenentnahme) bliebe der Vorgang vollkommen unverständlich; denn wenn auch selbstverständlich den linsenbildenden Iriszellen eine besondere Qualität (Systembedingung) zukommen muß, welche notwendige Voraussetzung der Linsenbildung ist, so könnte man doch aus der Ursache allein höchstens eine selbständige Umbildung aller gereizten reaktionsfähigen Zellen, nicht aber die Ausbildung bloß einer neuen Linse, welche die Regel ist, ableiten. Somit kann die Entnahme der alten Linse nicht als ausschließliche Ursache der Regeneration betrachtet werden, sondern es muß sich ihr noch eine Einflußnahme des Organismus, in diesem Falle mindestens des gesamten Augenbechers zugesellen, damit die passende Reaktion eintritt.

Daß der Organismus Antitoxine bildet, erklärt sich auch nicht einfach aus der Einführung der Toxine, da es nicht oder wenigstens nicht ausschließlich die geschädigten Zellen sind, welche die Antitoxine liefern und diese letzteren wiederum nicht bereits vorhandene Teilchen sind, die ins Blut abgestossen werden, sondern erst durch Anpassung aus undifferenzierten Plasmaelementen neu gebildet werden müssen (siehe Kap. 5). Dieser Vorgang ist aber nur zu verstehen, wenn wir gegenseitige Abhängigkeit der Zellen im Organismus voneinander annehmen, die sich einflußnehmend der Toxinwirkung zugesellt und mit dieser insgesamt die Antitoxinbildung auslöst; nur diese Mitbestimmung erklärt die Zweckmäßigkeit des Vorgangs, d. h. seine Abhängigkeit von einem bestimmten Ziel, welches bei der Antitoxinbildung die Vernichtung beziehungsweise Unschädlichmachung der Toxine ist. Wir können sagen, der primäre Reiz wirkt allgemein und wird durch die allgemeine Einflußnahme in den sekundären Reiz umgewandelt, der in jenen Zellen, wo die geeigneten Systemsbedingungen vorliegen, den zweckmäßigen Vorgang auslöst. Der zweckmäßige Vorgang besteht in der Ver-

mehrung gewisser lebender Teilchen, seien es nun Zellen oder Moleküle, und in ihrer Anpassung an eine Funktion, welche den primären Reiz eliminiert. In der Anpassung*) tritt die Zweckmäßigkeit des Geschehens in das schärfste Licht, da die Anpassungsfähigkeit den Anorganismen nicht zukommt und auch nicht im entferntesten aus den Systemsbedingungen der biologischen Stoffe erklärt werden kann. Sie folgt allein aus der Betätigung einer besonderen Energieart in den Organismen, welche die Systemsbedingungen abzuändern vermag.

Wenn der Organismus bereits angepaßt ist und sofort auf den primären Reiz reagiert, so ist sein Tun zwar auch zweckmäßig, aber nun allerdings scheinbar ohne weiteres aus Reiz und Systemsbedingung begreifbar. Eine Reflexbewegung ist zweckmäßig, verläuft aber maschinenmäßig und weist daher auf kein verstecktes Problem hin. Daher tritt das besondere vitale Geschehen am klarsten bei der Ontogenese, die eine ununterbrochene Kette von Anpassungen zeigt, hervor, da sich der Keim dauernd verändert, zum Teil auf Grund eigener struktureller Veranlagung, die zu Teilungen der Zellen Anlaß gibt, zum Teil weil sich die Zellen dauernd neuen äußeren Ursachen anpassen müssen, da durch die Vermehrung der Zellen neue Beziehungen der einzelnen zu den übrigen entstehen, die als Reize wirken (siehe Kap. 10). Aber auch der ausgebildete Organismus paßt sich fortwährend an, wenn neue Einflüsse an ihn herantreten, wie es z. B. bei erhöhter Tätigkeit, Klimawechsel, Intoxikation der Fall ist. Alle diese Anpassungen sind maschinell nicht erklärbar, denn keine Maschine verändert sich bei unvorhergesehenen Einflüssen zweckentsprechend; sie weisen alle auf das Wirken einer besonderen Energie hin, die, wie wir sehen werden, eine psychische ist.

Wenn nun aber dauernd im Organismus diese Energie nachweisbar wirkt, so darf man berechtigterweise fragen, ob sie nicht auch bei allen übrigen Vorgängen, die anscheinend maschinell erklärbar sind, mitbeteiligt ist. Es wird sich zeigen, daß allerdings kein einziger vitaler Vorgang ohne ihre Zuhilfenahme ganz verstanden werden kann. In Rücksicht auf die Möglichkeit einer solchen Erkenntnis muß daher die oben formulierte Frage-

*) Auch DRIESCH hebt das zweckmäßige Anpassungsgeschehen, das er im Anschluß an GOLTZ Antwortgeschehen nennt, als besonderes Charakteristikum der Organismen hervor. Ich betone das, weil mir bewußt ist, daß DRIESCH' Anschauungen in letzter Instanz doch mit den meinigen zusammenfallen. Wir sind beide der Überzeugung, daß eine mechanische Erklärung für die Lebensprobleme nicht genügt; nur wie man sich das spezifisch Vitale vorzustellen hat darin weichen wir auseinander.

stellung modifiziert — erweitert — werden. Es ist nicht eigentlich nach der Ursache der Zweckmäßigkeit im biologischen Geschehen zu fragen; diese Frage trifft nur einen Teil des vitalen Problems, das demnach unendlich weit umfangreicher ist, als DRIESCH es umgrenzt. Zweckmäßig ist auch Maschinengeschehen — wobei natürlich die Frage nicht unterdrückt werden kann, wie denn die zweckmäßig funktionierende Maschine entstanden ist. Aber abgesehen von dieser Frage, kümmert es uns eigentlich weniger, wie der Organismus beschaffen sein muß, damit er maschinell zweckmäßig funktionieren kann, als vielmehr, ob er überhaupt maschinell funktioniert. Das Zweckmäßige an den biologischen Vorgängen erscheint so selbstverständlich, daß im folgenden zunächst gar nicht wieder darauf zurückgekommen wird; erst in den letzten Kapiteln wird diese Frage wieder auftauchen. Die eigentliche vitale Frage aber lautet: Is ein vitaler Vorgang mechanistisch erklärbar oder zwingt er zur Annahme einer besonderen Energieart, die in allen lebenden Teilchen wirkt?

Um diese Frage zu lösen, wollen wir rein empirisch an die Beurteilung der verschiedenen elementaren Lebensfunktionen herantreten. Es werden in den folgenden Kapiteln besprochen die Kontraktion, Reduktion, Fermentation, Atmung, Assimilation und Reifung, Reizleitung und Reizspeicherung. Dabei wird sich zeigen, daß alle diese Vorgänge psychische sind und daß dieser Charakter sich aus dem Wirken einer besonderen vitalen oder psychischen Energieart ableitet. — Im folgenden Kapitel werden zunächst die morphologischen Eigenschaften des Plasmas eingehender diskutiert, da ohne morphologische Kenntnis der lebenden Substanz alle Beurteilungen der an ihr sich abspielenden Vorgänge gänzlich in der Luft schweben.

Literatur.

1899. **Albrecht, E.**, Vorfragen der Biologie. Wiesbaden.
1886. **Baer, C. E. v.**, Reden und kleinere Aufsätze. II. Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaft. 2. Aufl. Braunschweig.
1890. **Du Bois-Reymond, P.**, Über die Grundlagen der Erkenntnis in den exakten Wissenschaften. Tübingen.
1894. **Du Bois-Reymond, E.**, Festrede, in: Sitzungsbericht. Akademie Berlin. Bd. 32.
1887. **Bunge, G.**, Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie etc. Leipzig.
1901. **Bütschli, O.**, Mechanismus und Vitalismus. Leipzig.
1899. **Cossmann, P. N.**, Empirische Teleologie. Stuttgart.
1894. **Driesch, H.**, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.

1899. **Driesch, H.,** Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 8.

1899. **Driesch, H.,** Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere, in: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 8.

1901. **Driesch, H.,** Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Leipzig.

1902. **Driesch, H.,** Zwei Beweise für die Autonomie der Lebensvorgänge, in: Verh. 5. Internat. Z. Kongr.

1902. **Driesch, H.,** Kritisches und Polemisches. 3. Anhänger und Gegner der Lehre der Lebensautonomie, in: Biol. Centralbl. Bd. 22.

1902. **Driesch. H.,** Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 6. Die Restitutionen der *Clavellina lepadiformis*, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 14.

1902. **Driesch, H.,** Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 7. Zwei neue Regulationen bei *Tubularia*, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 14.

1902. **Driesch, H.,** Über ein neues harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 15. Heft 1 u. 2.

1902, **Driesch, H.,** Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie, in: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 11.

1900. **Fischel, A.,** Über die Regeneration der Linse, in: Anat. Hefte 1. Abt. Bd. 14.

1902. **Fischel, A.,** Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 15.

1899. **Hertwig. O.,** Die Lehre vom Organismus und ihre Beziehung zur Sozialwissenschaft. Universitätsfestrede.

1901. **Hertwig, O.,** Die Entwicklung der Biologie im XIX. Jahrhundert, in: Verh. Ges. D. Naturf. Ärzte. 72. Vers. 1. Teil.

1882 und 1899. **Liebmann, O.,** Gedanken und Tatsachen. Heft 1—3. Straßburg.

1842. **Lotze,** —, Leben und Lebenskraft, in: Wagners Handwörterbuch der Physiologie. Bd. 1.

1833—1840. **Müller, J.,** Handbuch der Physiologie des Menschen. 2 Bde. Koblenz.

1884. **Nägeli, C.,** Mechanisch-physiologische Abstammungslehre. München u. Leipzig.

1877. **Pflüger, E.,** Die teleologische Mechanik in der lebendigen Natur, in: Pflügers Arch. allg. Phys. Bd. 15.

1899. **Reinke, J.,** Gedanken über das Wesen der Organisation, in: Biol. Centralblatt. Bd. 19.

1899. **Reinke, J.,** Die Welt als Tat. Berlin.

1901. **Reinke, J.,** Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.

1901. **Reinke, J.,** Über die in den Organismen wirksamen Kräfte. in: Biol. Centralblatt. Bd. 21.

1902. **Reinke, J.,** Bemerkungen zu O. Bütschlis „Mechanismus und Vitalismus“, in: Biol. Centralbl. Bd. 22.

1874—1877. **Wigand, A.,** Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Braunschweig.

1895. **Wolff, G.,** Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 1.

1901. **Wolff, G.,** Entwicklungsphysiologische Studien II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 12.

1902. **Wolff, G.,** Mechanismus und Vitalismus. Leipzig.

2. Kapitel.

Zellstruktur.

Die Lebensvorgänge stellen sich sämtlich dar als Zellfunktionen. VERWORN hat vollkommen recht, wenn er am Schluß seiner allgemeinen Physiologie sagt: „Es gibt keine lebendige Substanz, die nicht zu Zellen angeordnet wäre, und es gibt keine Funktion der lebendigen Substanz, die nicht in einer elementaren Lebenserscheinung der Zellen ihren Ursprung hätte.“ Also die Lebenserscheinungen der Zellen müssen ihrem Wesen nach erkannt sein, damit wir ein Verständnis für die im 1. Kapitel zitierten Worte DU BOIS-REYMONDS gewinnen, nach denen das Leben einem Strom von Energie entspricht, der den Organismus durchrauscht, während er im Anorganismus eine Stockung erfährt. Der ausgebildete Organismus sieht immer äußerlich gleich aus und enthält doch in jedem Augenblick neue Materie, da er auf der einen Seite Stoff aufnimmt, auf der anderen abgibt. Der Anorganismus wahrt, solang er existiert, auch innerlich gleichartige Beschaffenheit. Die Bedingungen für diese Differenz muß uns das Studium der Zellen lehren. Wir brauchen hier nicht an jene bereits überwundenen Anschauungen der älteren, grob mechanistischen Richtung in der Physiologie anzuknüpfen, die viele Lebenserscheinungen auf physikalische Vorgänge an den ganzen Organen zurückführten; es wäre Zeitverschwendung sich mit ihrer Widerlegung zu befassen, da die Erfahrung gelehrt hat, daß die eigentlichen Lebensprobleme immer erst in den Zellen beginnen. Die Zellphysiologie allein hat uns zu beschäftigen. Um ihr näher treten zu können, gilt es vor allem zunächst darzulegen, was wir vom morphologischen Bau, von der Struktur der Zellen wissen.

A. Schaumtheorie.

Über den Bau der Zellen gibt es zwei Anschauungen, die sich fundamental voneinander unterscheiden. Die eine stammt von BÜTSCHLI (1878) und kann als Schaumtheorie bezeichnet werden; nach ihr ist das Protoplasma, welches den Zellleib (Sark, siehe meine Histologie von 1902) bildet, ein Gemisch von zwei Flüssigkeiten, in dem feste Einlagerungen nur eine nebensächliche Rolle spielen. Die andere Anschauung, die sich allgemeinerer Anerkennung erfreut, findet

im Zellleib nur eine einzige Flüssigkeit (Grundsubstanz), in dieser aber reichlich feste Teilchen als die eigentlichen Elemente, an welche die Zellfunktionen gebunden sind, eingelagert. Man kann sie als Stereomtheorie bezeichnen. Betrachten wir zunächst die Schaumtheorie näher. Sie vergleicht das Protoplasma einem Schaum, in welchem mikroskopisch feine Tröpfchen einer wäßrigen, leicht beweglichen Flüssigkeit so dicht und gleichmäßig verteilt eine zähere, minder leicht bewegliche Flüssigkeit, mit der sie sich nicht mischen, durchsetzen, daß die letztere nichts als ein zartes, sehr regelmäßig geformtes Wabenwerk im Umkreis der Tröpfchen bildet. Feste Körper können in Gestalt von Körnchen vorkommen; sie liegen vorwiegend in den Knotenpunkten der Waben. Die Wabengröße beträgt ca. 1 μ und weniger. Bütschli beobachtete eine derartige wabige Struktur (Fig. 1) in

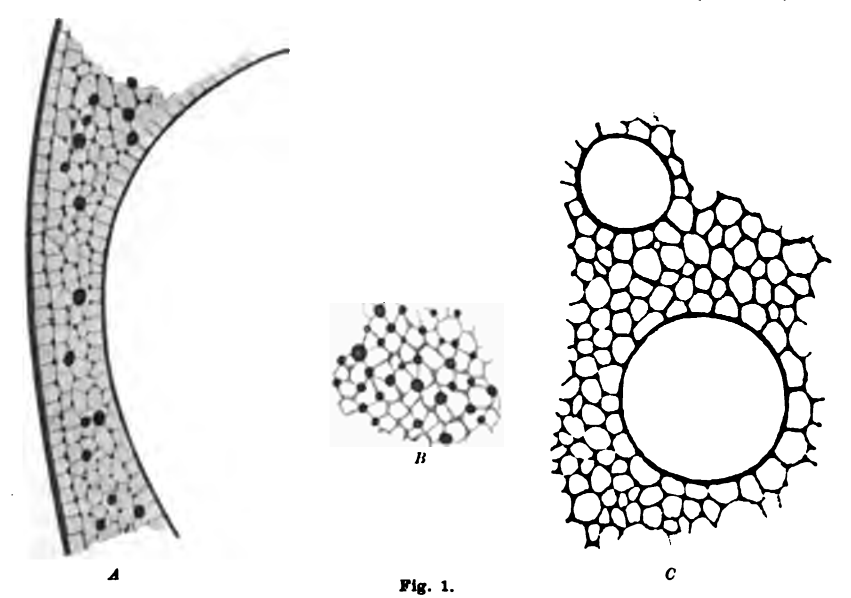


Fig. 1.
Wabige Schaumstruktur, nach Bütschli. *A* Randpartie einer Vorticella, links Pellicula und anstoßender Alveolarsaum, rechts kontraktile Vakuole, gleichfalls mit Alveolarsaum; dazwischen Entoplasma. *B* Stück einer Pigmentzelle von Aulastoma gulo, mit Pigmentkörnern in Knotenpunkten. *C* Partie der Centralkapsel von Thalassicolla nucleata mit zwei Vakuolen.

allen von ihm genauer studierten Zellarten, vornehmlich aber bei den Protozoen.

Es gelang ihm nun, eine überraschende Ähnlichkeit zwischen den Bewegungserscheinungen der Protozoen und den Formveränderungen von Ölseifenschäumen, bei Änderung der physikalischen Bedingungen innerhalb und in der Umgebung der letzteren nachzuweisen (siehe auch Quincke). Diese interessante Feststellung führte ihn zu der Ansicht, daß die Bewegungserscheinungen der Zellen, so vor allem die

Körnchenströmungen im Plasma der Protozoen und die Pseudopodienbildung, auch auf rein physikalischen Bedingungen, gleich den entsprechenden Erscheinungen an den Schäumen, beruhen dürften. Von weiteren Übereinstimmungen zwischen Schäumen und Plasma seien noch die folgenden erwähnt: Bei einem Schaum stellen sich die Wände der peripher gelegenen sogenannten Randwaben aus Ursache der Oberflächenspannung senkrecht zur Oberfläche ein. Auch am Plasma sehr vieler Zellen beobachtet man eine entsprechend orientierte Wabenschicht, die von Bütschli als Alveolarschicht bezeichnet wurde. (Fig. 1 *A*.) In Umgebung von Vakuolen (Fig. 1 *B*) und festen Einlagerungen kommen sowohl im Plasma als auch in den Schäumen gleiche Alveolarschichten vor. Sie repräsentieren erste Andeutungen radialstrahliger Anordnung der Waben, die unter Umständen weit um sich greifen kann, z. B. wenn von einem Centrum osmotische Wirkungen ausgehen. Das osmotische Centrum stellt hierbei das Strahlungscentrum vor. Bei Zugwirkungen auf das Plasma ergibt sich eine parallel zu den Zugrichtungen verlaufende fibrillärstreifige Anordnung der Wabenwände. Bütschli erkennt daher in den Muskelfibrillen und in den Polstrahlen der Teilungsfiguren linear orientierte Wabenreihen, wie sie auch in Schäumen durch Zug hervorgerufen werden können. Auch der Bau der Nervenfasern soll ein wabiger, mit reihiger Anordnung der Waben, sein.

Im einzelnen seien hier die wichtigsten Angaben Bütschlis und Rhumblers, welch letzterer zahlreiche Versuche im gleichen Sinne angestellt hat, genauer besprochen, um vorbereitend in das Wesen der Lebensvorgänge tiefer einzudringen. Bütschli sagt 1892, p. 198: „Die Bewegung einfacher Amöben, wie *A. guttula*, *limax*, *A. blattae*, *Pelomyxa*, ist den früher beschriebenen strömenden Ölseifenschaumtropfen so ungemein ähnlich, ja in allen wichtigen Punkten so ganz ihr Ebenbild, daß ich von der Übereinstimmung der wirksamen Kräfte in beiden Fällen vollkommen überzeugt bin.“ Er geht zunächst auf die chemische Zusammensetzung der beiden, das Plasma bildenden Flüssigkeiten ein. Der Wabeninhalt, Enchylema genannt, repräsentiert eine wäßrige Lösung, während die Wabenwände, Hyaloplasma genannt, aus einer Kombination von eiweißartigen und Fettsäuremolekülen bestehen dürften. Zur Stütze dieser Anschauung werden die Befunde J. Reinkes bei der chemischen Analyse von *Aethalium septicum*, eines Schleimpilzes, herangezogen. Ein wäßriges Enchylem ist mit einem fettsäurehaltigen Hyaloplasma nicht mischbar, besonders wenn man annimmt, daß sich das Gerüst durch die zersetzende Wirkung des Wassers mit einer zarten Ölhaut umkleidet. Das Enchylem selbst dürfte seifenartige Verbindungen gelöst enthalten. Zur Erklärung der

Bewegungsvorgänge einer Amöbe nimmt nun Bütschli an, daß durch Platzen oberflächlich gelegener Waben Enchylem auf die freie Oberfläche des Plasmakörpers ergossen wird, hier eine lokale Verminderung der Oberflächenspannung (siehe auch Berthold) bewirkt und auf solche Weise ein Ausbreitungscentrum nebst Vorwärtsbewegung hervorruft. Derart erklären sich nicht nur die einfachen Amöbenbewegungen, sondern auch die verwickelteren Bewegungen und Gestaltsveränderungen durch fingerförmige Pseudopodien; unerklärt bleibt zur Zeit noch die Bildung fein fadenförmiger Pseudopodien, wie sie den Rhizopoden zukommen.

Auf spezielle Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; bemerkt sei nur, daß Bütschli die Körnchenströmung nicht allein als eine passive, die durch Verschiebung des Enchylems vermittelt wird, deutet, sondern z. B. für eine große Diatomee der Gattung *Surirella* aktive Körnerbewegung nachweist, wie sie bereits von Nägeli (1855) für Desmidiaceen beschrieben und als sogenannte Glitschbewegung bezeichnet wurde. Die Bezeichnung „aktive Körnerbewegung“ ist nur cum grano salis zu verstehen, da nicht in den Körnern selbst die Bewegungsursache liegt, vielmehr nach Quincke an Oberflächenspannungen an der Grenze zweier Flüssigkeiten, also des Wassers und des Plasmas, gebunden ist. Die Körnchen rufen fortdauernd in ihrer Umgebung eine Änderung der Spannung hervor und werden derart natürlich dorthin bewegt, wo die Spannung sich erhöht, während es zur Entstehung eigentlicher Strömungen nicht kommt. Nur durch solche Eigenbewegung kann zum Beispiel das plötzliche Stocken, die plötzliche Umkehr in der Bewegung von Körnchen erklärt werden;. ferner daß sich Körnchen an einem feinen Pseudopodienfaden überholen oder in entgegengesetzter Richtung wandern. Auch innerhalb des Plasmas dürfte Eigenbewegung möglich sein, da eine chemische Änderung des Enchylems oder des Hyaloplasmas die Spannungsverhältnisse in den einzelnen Wabenlamellen verändern muß. Bütschli will auf solchen Wechsel in der Tension der Lamellen nicht nur unregelmäßig hin und her wogende Bewegungen, wie sie in jedem Plasma zu beobachten sind, zurückführen; er glaubt auch die Strömungserscheinungen des Entoplasmas der Ciliaten vielleicht dadurch erklärbar und führt vor allem die Muskelkontraktion auf Tensionsänderungen zurück. Denn nach ihm besteht eine Muskelfibrille aus einer Reihe hintereinander gelegener Waben, die vom gewöhnlichen Plasma der Muskelfaser (Interfibrillarsubstanz) umschlossen werden. Wenn nun eine chemische Änderung in der Interfibrillarsubstanz eintritt, kann dadurch die Tension in den an die fibrilläre Wabenreihe ansetzenden Lamellen erhöht werden; sie verkürzen sich und es erfährt somit jede Wabe der Fibrille eine Abplattung quer zur

Fibrillenaxe, welche wiederum eine Verkürzung der Fibrille in toto zur Folge hat. (Fig. 2.) Schwindet die Ursache der Tensionsänderung, so streckt sich die Fibrille wieder.

Die Bildung kontraktiler Vakuolen bei Protozoen erklärt sich nach den Schaumtheoretikern aus der lokalen Anwesenheit einer osmotisch wirkenden Substanz, welche zuführende Diffusionsströme im Plasma hervorruft. Diese bedingen ihrerseits wieder eine radialstrahlige Anordnung der in der Strömungsrichtung gelegenen Wabenlamellen im Umkreis der wachsenden Vakuole; die Strahlung verschwindet wieder, wenn das angesammelte Wasser infolge von Spannungsänderungen nach außen entleert wurde. Bütschli führt nun die Bildung der

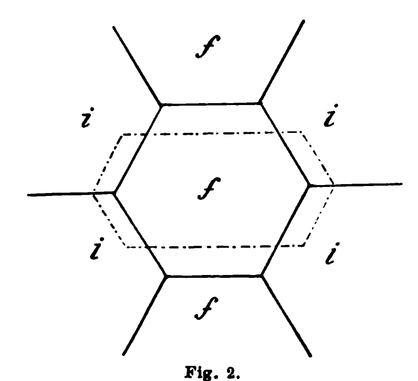


Fig. 2.
Kontraktionsschema. *f*, *f*, *f* sind Waben, welche einer Muskelfibrille entsprechen, *i*, *i* sind Waben der Interfibrillarsubstanz. Die punktiert-gestrichelte Linie stellt eine Fibrillenwabe bei Tensionsänderung in der Interfibrillarsubstanz vor, repräsentiert also das Kontraktionsstadium der Fibrille. Nach Bütschli.

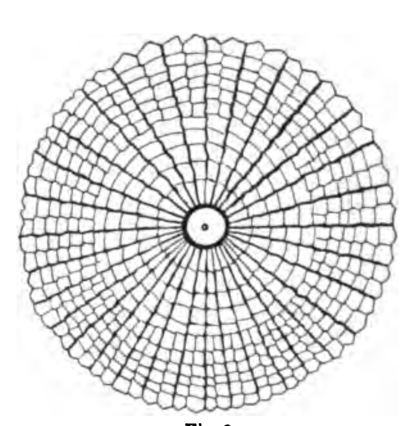


Fig. 3.
Strahlung im Umkreis eines Centrosoms aus wabiger Schaumstruktur entwickelt. Nach Rhumbler, etwas modifiziert.

großen Strahlungen (Fig. 3) innerhalb der Zellen bei den Teilungsvorgängen auf die Wirkung der Centrosomen zurück, die aus dem Enchylem gelöste Stoffe, gleich einer hygroskopischen Substanz, anziehen, also auch zuführende Diffusionsströme hervorrufen sollen. Er stützt diese Ansicht auf das beträchtliche Wachstum des Centrosoms während der Ausbildung der Strahlungen, wie es zuerst genauer von Boveri beschrieben wurde. Von Rhumbler (1896) sind diese Anschauungen weiter ausgebaut worden. Er entwirft eine vollständige Mechanik der indirekten Zellteilung, deren wesentliche Momente folgende sind. Das Centrosom nimmt nicht allein aus dem Enchylem, sondern auch aus dem Hyaloplasma wässerige Flüssigkeit auf und verquillt dabei; die Flüssigkeit nimmt innerhalb des Centrosoms, wie schon Bütschli meinte, weniger Platz als ursprünglich außerhalb desselben ein, da es zur Bildung anderer weniger geräumiger Stoffe

oder Stoffgemenge chemisch oder physikalisch verbraucht werden dürfte. Von besonderer Bedeutung ist die Veränderung des Hyaloplasmas, das in der Nähe des Centrosoms an Zähigkeit gewinnt und dadurch Zugkraft auf das übrige Hyaloplasma ausübt. Dabei werden seine körnigen Einlagerungen gegen die Peripherie hin verdrängt. Zugleich glaubt RHUMBLER ein Platzen der Wabenwände in der Richtung der Diffusionsströme annehmen zu dürfen. Es würde infolgedessen das Hyaloplasma in Umgebung des Centrosoms ausschließlich radial gestellte, langgestreckte Lamellen bilden, die auf dem Schnitt als Fäden erscheinen müssen. Somit würde dem vielfachen sicheren Nachweis fädig ausgebildeter Astrosphären, wenigstens in gewisser Hinsicht, Rechnung getragen sein. Die Zweiteilung der Sphären erscheint bedingt durch Volumenvergrößerung des Kernes, der nun seinerseits das Enchylem aufzusaugen beginnt. RHUMBLER setzt auseinander, daß die Sphären selbst beim Wachstum allmählich ihre Zähigkeit einbüßen, während die den Kern umgebenden Wabenreihen an Zähigkeit gewinnen und nun ihrerseits auf die Sphärenhälften einen Zug ausüben, der andauert, bis die opponierte Polstellung der letzteren erreicht ist. Jetzt endet die Saugwirkung des Kernes, der sich auflöst, und es erfolgt eine neue Imbibition der Sphären, während die im mittleren Zellbereich gelegenen Wabenreihen an Zähigkeit verlieren. Hierdurch kommt es zur Zelleinschnürung, die sich nach und nach zur Zellteilung steigert. Die Rückkehr der Tochterzellen in den Ruhezustand wird dadurch vermittelt, daß die Centrosomen ihre Imbibitionskraft verlieren und somit die Sphärenbildung rückgängig gemacht wird.

Zur Stütze dieser Angaben dienen die Befunde über schwache, wirbelartige Strömungen im Sark, wie sie bei den Furchungen der Eier von verschiedener Seite beobachtet (ERLANGER 1897, CONKLIN 1899, LOEB 1895) und von BÜTSCHLI bereits 1876 theoretisch vorausgesetzt wurden. Nach BÜTSCHLI (1900) soll sich durch Ausbreitung von Stoffen von den Spindelpolen aus die Oberflächenspannung im Äquator der sich teilenden Zelle erhöhen und derart die Durchschnürung des Sarks herbeigeführt werden.

Diese interessanten Anschauungen laufen darauf hinaus, *im Wabenwerk der Zelle einen osmotischen Apparat von großartigem Maßstabe zu erkennen, in welchem schon die Einführung einer geringen Zahl von Molekülen irgend einer besonderen Substanz in irgend eine Wabe eine Beeinflussung der Zelltätigkeit nach sich ziehen muß.* RHUMBLER führt ferner in eingehenden Studien (1898) auch die Nahrungsaufnahme, die Defäkation und selbst den Gehäuseaufbau der schalentragenden Rhizopoden auf Wirkungen der Oberflächen-

spannung, die vom chemischen Aufbau des Plasmas völlig unabhängig erscheinen, zurück und erörtert nochmals ausführlich die Pseudopodienbildung, worauf hier jedoch nicht eingegangen werden kann. Denn es muß im Auge behalten werden, daß die Theoretiker des Wabenbaues nur die Bewegungserscheinungen der Zellen als rein physikalisch erklärbare Vorgänge uns verständlich machen wollen. Sie fußen auf der Annahme, daß das Plasma ein Gemisch zweier Flüssigkeiten sei, weil keine andere Vorstellung vom Zellbau den bei Protozoen zu beobachtenden Bewegungsvorgängen genügen soll. An eine Erklärung der chemischen Vorgänge des Stoffwechsels wagen sie sich nicht; aber gerade bei Berücksichtigung dieser beginnt erst das eigentliche Rätsel der Lebensvorgänge. Selbst die oben geschilderten physikalischen Vorgänge setzen als Ursache ihres Eintretens immer eine lokale Veränderung des Chemismus voraus. Kontraktile Vakuolen mit ihrer Strahlenumgebung, sowie auch die Astrosphären, können nur entstehen, wenn lokal eine osmotische Wirkung eintritt; was bedingt aber die osmotische Wirkung? Was ändert ferner die Oberflächenspannung lokal ab, so daß es zur Pseudopodienbildung, zur Aufnahme von Nährstoffen und zur Defäkation kommen kann? Die Ursachen hierfür können doch nur chemische Wirkungen sein, von denen wir aber nicht angeben können, auf welchen Ursachen sie selber beruhen. RHUMBLER selbst sagt zum Schluß seiner physikalischen Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle, daß es die chemischen Vorgänge sind, welche den mechanischen Kräften ein sehr verschiedenes Material zur Verfügung stellen. Wir müssen daher annehmen, daß die chemische Beschaffenheit des Enchylems und Hyaloplasmas an verschiedenen Punkten eine differente und an den einzelnen Punkten selbst wieder eine der Veränderung unterworfene ist. Einem solchen Punkt von chemisch-differenter Beschaffenheit entspricht jede kontraktile Vakuole, ferner die Centrosomen auch nach Anschauung der Wabentheoretiker; weitere repräsentieren die Kerne oder, richtiger gesagt, spezifische Kerninhalte, als welche doch nur die färbbaren Substanzen, also geformte Körper, gedeutet werden können. Damit sich eine als Muskelfibrille gedeutete Wabenreihe verkürzen kann, muß sich der Inhalt benachbarter Waben, der Interfibrillarsubstanz, verändern; wer möchte nicht durch Analogieschluß dahin kommen, auch hier als Ursache eine geformte Substanz anzunehmen? Um so mehr, als wir z. B. an die Chlorophyllkörner der Pflanzen und an die Sekretkörner der Tiere mit Sicherheit chemische Wirkungen gebunden sehen.

Die Lokalisierung eines chemischen Vorgangs läßt auf ein geformtes Substrat schließen, das in die flüssige

Grundsubstanz der Zelle eingelagert ist. Demnach erscheinen, auch vom wabentheoretischen Standpunkte aus, die geformten Zelleinlagerungen als deren wichtigste Bestandteile, da sie lokalen Wechsel im chemischen Verhalten bedingen. Die Wabenstruktur, also die Anwesenheit zweier nicht mischbarer Flüssigkeiten in der Zelle, bildet nur einen Hilfsapparat für das Zustandekommen von Bewegungen, dessen Annahme so lange von Bedeutung erscheint, als auf andere Weise eine Erklärung der Bewegungserscheinungen in der Zelle und der Zelle selbst unmöglich ist. Gelingt es zu zeigen, daß die Bewegungen ebenso wie die chemischen Vorgänge an geformte Teilchen gebunden sind, so wird man die Schaumtheorie um so lieber aufgeben können, als die einheitliche Zurückführung aller Vorgänge in der Zelle auf eine einzige Ursache, nämlich auf chemische Veränderungen, gewissermaßen als Ideal erscheinen muß, da sie das Bild vom Zellleben wesentlich vereinfacht.

Es soll durchaus nicht bestritten werden, daß Bewegungserscheinungen des Plasmas durch Diffusionsströmungen und Wechsel in der Oberflächenspannung zu stande kommen können. Weil die Zelle außerordentlich reich an Flüssigkeit ist und in dieser leicht beweglichen Grundsubstanz chemische Stoffe recht verschiedener Natur unter dem Einfluß der geformten lebenden Substanz sich verteilen, so gelten natürlich für sie auch alle physikalischen Gesetze, die sich an beliebigen Flüssigkeiten und Flüssigkeitsgemischen geltend machen. So ist z. B. die sogenannte Abkugelung von Plasmatropfen einfach eine Wirkung der Oberflächenspannung. Aber es kann für mich keinem Zweifel unterliegen, daß diese Faktoren von ganz untergeordneter Bedeutung sind gegenüber jenen Momenten, welche man insgesamt als Aktivität der lebenden Substanz*) bezeichnen darf und unter denen die Arbeits-

*) Schon die Behauptung, daß das zähe Ektoplasma aus dem leichtflüssigen Entoplasma bei der Pseudopodienbildung der Amöben durch verdichtende Einwirkung des mit dem vorquellenden Entoplasma in Berührung kommenden äußeren Wassers entsteht (Rhumbler), scheint mir unhaltbar. Wenn in der Tat bei der Fortbewegung fortwährend Entoplasma in Ektoplasma umgewandelt wird, müßten doch der Verdichtung ohne Zweifel zahllose Reizwirkungen vorausgehen, die zu chemischen Veränderungen im Plasma führen; erst diese letzteren wären die eigentlichen Ursachen der Verdichtung. Das geht sehr offenkundig aus der Tatsache hervor, daß kernlose Zellen (auch Infusorienbruchstücke, Köhne) keine

leistungen des geformten Zellgerüstes (siehe das Kap. 3) in erster Linie in Betracht kommen. Die mikroskopisch sichtbare Zellstruktur ist nicht bloß ein einheitlicher Mechanismus für gewisse Arbeitszwecke (Formveränderungen, Teilung), sondern eine ungeheure Vielheit selbständiger lebender Elemente, die sich zum Teil allerdings zur Leistung mechanischer Effekte zusammenordnen, dabei aber jedes einen eigenen unabhängigen Stoffwechsel, der durch Reize geregelt wird, aufweisen. Kein Vorgang im Plasma, also z. B. die Ausbildung einer Strahlung, läßt sich erschöpfend aus einer einzigen Ursache, also z. B. der osmotischen Wirkung des Centrosoms erklären; alle Strukturen, die dabei beteiligt sind, arbeiten auch selbständig durch chemische Wirkung mit. Im Centrosom stellt sich ein Reizcentrum dar (Kap. 10), dessen Wirkungen durch Vermittlung des Gerüstes alle geformten lebenden Teilchen beeinflussen.

Gegen die einfach physikalische Erklärung von Strömungsvorgängen spricht schon sehr beredt, daß das Plasma die Fähigkeit zur Herstellung mannigfaltiger Strömungsbedingungen besitzt. Die Stoffwanderungen werden „durch den Stoffumsatz, durch eine vitale Tätigkeit reguliert. Durch diese ist auch der funktionierende Apparat hergestellt und augenscheinlich ist der Organismus befähigt, die Durchlässigkeit des Protoplasten“ (bei Pflanzen) „zeitweilig in verschiedener Weise zu modifizieren. Ja, es ist nicht unwahrscheinlich, daß der lebendige Protoplast durch aktive Tätigkeit nicht nur feste Partikel und Öltröpfchen, sondern unter Umständen auch gelöste Körper hindurch schafft, die für sich nicht diosmieren. Übrigens ist die Diosmose durchaus nicht allein von der Größe der gelösten Moleküle abhängig, vielmehr werden u. a. verschiedene Kolloide leicht aufgenommen und ausgegeben“ (PFEFFER, Pflanzenphysiologie I, pag. 601). Durch Narkose läßt sich die Stoffwanderung in pflanzlichen Leitungsbahnen sistieren; anderseits dauert die Stoffwanderung in plasmolysierten Leitungsbahnen an, sie setzt also nicht die gewöhnliche Turgorspannung der Zellen voraus (CZAPEK). Die differenten Zustände einer oder differenter Zellen sowie die Übereinstimmungen hinsichtlich bestimmter Erscheinungen lassen sich daher nicht ohne weiteres auf die lokale Beeinflussung allgemeiner Bedingungen zurückführen und es macht

---

dichten Randschichten (Limitantes, Cuticulae, Membranen) bilden können, weil bei Mangel an Oxydasen (siehe Kap. 6) das Plasma „sich im Zustande verringerter Oxydationstätigkeit“ (d. h. verringerter Energieentwicklung, wie sie die Bildung dichter Kittsubstanzen erfordert) befindet. Das gleiche gilt für den Mangel an Sauerstoff bei intakten Zellen. Wäre die Ektoplasmabildung ein einfach-mechanischer Vorgang, so bliebe diese Abhängigkeit von der Energieentwicklung im Plasma, die auch LOEB betont, ganz unverständlich.

sich hinsichtlich der Zelle und deren organbildenden Plasmakomplexen dieselbe Erfahrung wie früher an den Organen hoch stehender Organismen geltend, daß nämlich die beobachteten Vorgänge nur aus der Funktion der einzelnen zahllosen Organelemente, nicht aus einer Gesamtwirkung der Organe selbst erklärbar sind; Ursache ist immer ein X, d. h. die unbekannte lebende Substanz, deren Wirken sehr oft einen scheinbar einfachen, leicht durchschaubaren Charakter annimmt, so daß wir beim Erklärungsversuch an bekannte Vorgänge der anorganischen Welt glauben anknüpfen zu dürfen; bis plötzlich unerwartete Erscheinungen sich darbieten, die deutlich zeigen, daß in dem anscheinend Bekannten sich völlig Unbekanntes verbirgt.*) Außer in Hinsicht auf die Bewegungsvorgänge im und am Plasma werden wir dem Bemühen, die vitalen Vorgänge ihrer Eigenart zu berauben, auch in Hinsicht auf die Fermentwirkungen wieder begegnen. Man glaubt auf diese Weise den Kreis, innerhalb dessen sich das Rätsel des Lebens birgt, immer enger ziehen zu können, bis man schließlich den letzten Schlupfwinkel durchspäht hat, ohne es überhaupt aufzufinden. Indessen wohnt das Geheimnis bereits in jedem anscheinend leicht erklärbaren Vorgang, den wir an der lebenden Substanz beobachten. Das noch gänzlich Unbekannte ist um nichts rätselvoller als das bereits stark Durchforschte, weil eben das letztere seinem wahren Wesen nach noch nicht durchschaut ist. Das werden die folgenden Kapitel hoffentlich darzutun vermögen.

Ein energischer Verfechter der Anschauung, daß das Plasma seiner wesentlichen Beschaffenheit nach flüssig sein muß, ist Verworn. Er führt gleichfalls die Bewegungserscheinungen auf Veränderungen der Oberflächenspannung zurück und folgert aus den Beobachtungen Kühnes, nach denen Amöben in sauerstofffreiem Wasser ihre Bewegungen einstellen — auch die Plasmaströmungen hören bei Mangel an Sauerstoff auf, — daß „es die chemische Einfügung des Sauerstoffs

*) Auch Rhumbler verhehlt sich erfreulicherweise diese Möglichkeit nicht, wenn er mit Recht weder der Schwerkraftwirkung noch den Diffusionsgesetzen (Referat) allgemein gültige Bedeutung zugesteht. Er sagt: „Eine Diffusionsmembran würde ein unveränderliches Werkzeug sein und sonach, einmal erzeugt, keine Anpassungsfähigkeit besitzen; eine protoplasmatische Zelloberfläche wird sich und damit auch ihre Leistungen verändern, je nachdem was gerade für Einwirkungen von innen und von außen auf sie einströmen". Leider fährt er aber fort, daß „die Zuchtwahl unter den möglichen Varianten, die am zweckmäßigsten veränderlichen Protoplasmamechanismen gezüchtet hat". Solange die Zuchtwahl noch in den Köpfen spukt, ist gewiß, daß alle Anläufe zu tieferem Verständnis der Lebenserscheinungen im Sande stecken bleiben müssen.

in die lebendige Substanz sein muß, welche die Oberflächenspannung an bestimmten Stellen herabsetzt und so zur Pseudopodienbildung führt." „Bezüglich der Art und Weise, wie die Aufnahme des Sauerstoffs aus dem Medium die Oberflächenspannung des Protoplasmatropfens vermindert, werden wir uns jedenfalls zu denken haben, daß durch die Einfügung der Sauerstoffatome in das Biogenmolekül mit der Veränderung der chemischen Zusammensetzung die Kohäsion der einzelnen Biogenmoleküle untereinander gelockert wird." (Physiologie, pag. 593—594.) Diese Hypothese einer Änderung in der Kohäsion der Biogenmoleküle (siehe über diese Näheres im Kap. 8) durch Veränderung ihres Chemismus schwebt vollständig in der Luft; sie findet sich übrigens auch bei ENGELMANN (siehe das nächste Kapitel), ohne hier wie dort sich auf Beobachtungstatsachen stützen zu können. Ferner ist bei der VERWORNschen Hypothese noch die Annahme der Sauerstoffeinfügung in die Biogenmoleküle hinfällig (siehe Kap. 8).

Bemerkt sei außerdem gegen VERWORN*) noch folgendes. Er ereifert sich 1903, pag. 53, außerordentlich über jene Forscher, welche der Ansicht sind, daß die Organisation an ein geformtes Substrat gebunden sei, und meint: „Absolute Festigkeit und Stoffwechsel schließen einander schlechterdings aus. Der Begriff der absoluten Festigkeit enthält als wesentliches Moment die starre Unverschiebbarkeit der Teilchen; der Begriff des Stoffwechsels verlangt als wichtigste Forderung die fortwährende Umlagerung der Teilchen. Jeder Versuch, diese beiden Momente miteinander zu vereinigen, muß scheitern." Diese Erörterung richtet sich vor allem gegen PFLÜGER, der 1889 das Protoplasma als ein inniges Gemisch von absolut flüssiger und absolut fester Materie darstellt und in der letzteren die eigentliche Trägerin der Lebenserscheinungen erblickt. VERWORN entrüstet sich darüber so sehr, daß er schreibt: „Wenn trotzdem" (trotz des angeblich gelungenen Nachweises, daß das Plasma ein Flüssigkeitsgemisch sei) „auch heute noch von einzelnen, denen die entscheidenden Objekte und Tatsachen fremd sind, die alte Idee, es könne ‚Organisation' nur an ein festes Substrat geknüpft sein, immer wieder kritik- und gedankenlos nachgeschrieben wird, so erinnert das ein wenig an den Bauern aus der Nähe von Jena, der bis zu seinem Tode bestritt, daß es eine Eisenbahn gäbe, obwohl er sich durch einen kurzen Spaziergang davon hätte überzeugen können."

Ich bin nun durchaus nicht der Ansicht, daß jede Organisation notwendigerweise an ein geformtes festes Substrat gebunden sein

*) Gegen dessen Hypothesen hat auch SCHENK verschiedene wichtige Einwände erhoben.

müsse, weil ja schon ein Biomolekül, also die letzte Einheit der lebenden Substanz, organisiert ist und man sich sehr gut eine Biomolekülkolonie von flüssiger Beschaffenheit, etwa vergleichbar einem Schaume, vorstellen kann. Die Moleküle würden die weniger leicht verschieblichen Wabenwandungen des Schaumes, die im Wasser gelösten Nährstoffe das leicht bewegliche Enchylem repräsentieren. Niemals könnte aber ein solcher „lebender Schaum“ in so mannigfaltigen und sich dauernd erhaltenden Formen auftreten, als man sie bei den verschiedenen tierischen Zellen, die fester Membranen entbehren, beobachtet. Die besondere Form der prinzipiell gleichartig struierten Zellen ist nur bei Annahme eines festen Gerüstes erklärbar; es genügt durchaus nicht, mit RHUMBLER lokale Spannungsdifferenzen in einem Schaum als Ursache der dauernd existierenden eigenartigen inneren Strukturen und der Oberflächenformen anzunehmen, denn in einem Flüssigkeitsgemisch muß es zu einem Ausgleich solcher Differenzen, also zur allmählichen Verwischung von Struktur- und Formbesonderheiten kommen. Bei Metazoenzellen ist die Abhängigkeit sowohl der Struktur- als auch der Formbesonderheiten von der Beschaffenheit des Gerüstes aufs sicherste nachweisbar.

Wenn nun VERWORN sogar die Muskelsubstanz für flüssig erklärt und sagt (Physiologie, pag. 597): „Die mikroskopisch sichtbaren Erscheinungen bei der Kontraktion und Expansion . . . bestehen im wesentlichen darin, daß bei einer auf Reizung erfolgenden Kontraktion isotrope Substanz von beiden Seiten in die anisotrope hineinfließt“ und als „elementare Grunderscheinung bei der Muskelkontraktion“ „eine Vermischung zweier Substanzen, die in der Ruhe ungemischt aneinandergrenzten“ annimmt; so beweist er damit eben nur, daß ihm die entscheidenden Tatsachen selbst unbekannt sind. Auch hätte ihn die vorzügliche v. EBNERsche Arbeit über die Ursachen der Anisotropie der organischen Substanzen lehren müssen, daß eine Kontraktion nur möglich ist an ununterbrochenen Reihen von Molekülen oder Molekülgruppen (Inotagmen), die wie in toten festen Substanzen durch Attraktion in stabilen Gleichgewichtslagen festgehalten werden. Schon aus der Isolierbarkeit lebender Muskelfibrillen geht hervor, daß hier, wenn auch nicht alle letzten Teilchen, doch gerade die für die Formveränderung wichtigen, der Längsrichtung der Fibrille entsprechend in festem Verband miteinander stehen.*) Zwischen diesen Molekül-

*) Auch RHUMBLER werwirft die Annahme, daß die „hypothetischen kleinsten Protoplasmapartikelchen“ von Wasserrahmen eingehüllt seien, da sie „hierdurch in Diskontinuität geraten“ würden und Zähflüssigkeit, die er den

reihen können sich verschiebbare Teilchen befinden, was wohl auch Pflüger und jeder andere, der mit Pflüger die Zellorganisation an die Anwesenheit eines festen Gerüstes gebunden glaubt, annimmt. Verworn, der zu erweisen sucht, daß ein starres Gerüstwerk nur an seiner Oberfläche einen Stoffwechsel haben könne, kämpft gegen selbstkonstruierte Windmühlen, denn das Gerüstwerk ist eben nicht in toto fest, so daß ein Eindringen von Flüssigkeit in dasselbe ohne weiteres, also ein Stoffwechsel in seinem Innern angenommen werden kann. Wenn irgend eine Vorstellung unphysikalisch ist, so ist es die von der flüssigen Beschaffenheit der Muskelsubstanz, die ja auch von Bütschli geteilt wird. Daß ein aus freien verschiebbaren Biogenmolekülen oder aus zähflüssigen Schaumlamellen bestehender Muskel eine Last zu heben im stande sei, ist ein weit ungeheuerlicherer Gedanke, als der Pflügersche von den polymeren, in infinitum wachsenden „Riesenmolekülen", der zwar auch durch die Beobachtungstatsachen widerlegt wird, sich aber, entsprechend modifiziert, mit den Grundtatsachen des Stoffwechsels jedenfalls besser verträgt, als die Annahme einer Kohäsionsänderung im Plasma bei Veränderungen des Chemismus. Alles in allem erscheint Verworn somit zu seinem herben, oben mitgeteilten Urteil nicht im geringsten berechtigt und die Kritik- und Gedankenlosigkeit vorwiegend auf seiner Seite.

Auch der von Jensen gemachte Versuch, dem Muskel flüssige Beschaffenheit zuzuschreiben, ist als vollkommen verfehlt zu bezeichnen. Jensen leitet die Zugfestigkeit der „flüssigen" Muskelfibrillen von der Oberflächenspannung derselben ab, die sich infolge der bedeutenden Fibrillenoberfläche als höchst ansehnliche bezeichnen läßt. Nun sagt er aber p. 223 selbst, daß wenn die Fibrillen der ganzen Länge nach aus einer einheitlichen Masse zusammengesetzt wären, „so vermöchten sie wegen der beträchtlichen Oberflächenspannung nicht dauernd zu bestehen". Denn ein Flüssigkeitsfaden, vergleichbar einer Muskelfibrille, ist ein ganz unmögliches Gebilde; er müßte in einzelne Tröpfchen zerfallen. Diesem Übelstand soll durch die Querstreifung abgeholfen werden. Die Fibrillen sind nicht einheitliche Gebilde, sondern bestehen aus einer Menge Querschichten, deren Durchmesser in der Längsrichtung „wohl stets geringer ist als ihr Umfang",

Schaumlamellen zuspricht, sich insofern dem festen Aggregatzustand nähert, als eben die Anordnung der letzten Teilchen eine weit minder diskontinuierliche ist als bei leichtflüssigen Substanzen. Indessen genügt auch ein zähflüssiger Zustand nicht zur Erklärung aller Kontraktionserscheinungen; dazu bedarf es der Annahme fester Molekülreihen, deren Elemente nur innerhalb bestimmter Gleichgewichtslagen gegeneinander verschiebbar sind.

und die durch Adhäsionskräfte aneinandergeheftet werden sollen. Aber abgesehen davon, daß in den glatten Muskelfasern und in den Stielmuskeln der Vortizellen eine Quergliederung ganz fehlt, hier also ein als unmöglich anerkannter, einheitlicher Flüssigkeitsstab vorliegen müßte, erscheint auch die Aneinanderheftung von flüssigen Querschichten durch Adhäsionskräfte als ein physikalisches Novum, ganz besonders deshalb, weil sich diese Schichten miteinander sollen vermischen können. Ich glaube daher, daß es nicht nötig ist, weitere Worte über diese befremdenden Gedanken zu verlieren. Ganz im allgemeinen, zum Abschluß der diesbezüglichen Erörterungen, läßt sich mit Bestimmtheit sagen, daß die Hypothese einer ausschließlich flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas als völlig unhaltbar und als genügend widerlegt betrachtet werden muß.

Literatur zu A.

1886. **Berthold, G.**, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig.

1876. **Bütschli, O.**, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien, in: Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt. Bd. 10.

1878. **Bütschli, O.**, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und verwandter Organismen, in: Zeit. wiss. Z. Bd. 30.

1889. **Bütschli, O.**, Über die Struktur des Protoplasmas, in: Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2). Bd. 4.

1890. **Bütschli, O.**, Weitere Mitteilungen über die Struktur des Protoplasmas, in: Biol. Centralbl. Bd. 10.

1891. **Bütschli, O.**, Über die Struktur des Protoplasmas, in: Verh. D. Z. Ges. 1. Vers.

1892. **Bütschli, O.**, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen. Leipzig. 234 pag.

1892. **Bütschli, O.**, Über den feineren Bau der kontraktilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris*, in: Festschrift. Leuckart, Leipzig.

1893. **Bütschli, O.**, Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur, in: Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg (2). Bd. 5.

1899. **Bütschli, O.**, Einige Bemerkungen über die Asterenbildung im Plasma, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 9.

1899. **Bütschli, O.**, Bemerkungen zur Geschichte der Frage nach der Plasmastruktur, in: Z. Anzeiger. Bd. 22.

1900. **Bütschli, O.**, Bemerkungen über Plasmaströmungen bei der Zellteilung, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 10.

1901. **Bütschli, O.**, Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 11.

1891. **Bütschli, O.**, und **Schewiakoff, W.**, Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden, in: Biol. Centralbl. Bd. 11.

1899. **Conklin, E. G.**, Protoplasmic movement as a factor of differentiation, in Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl Boston by 1898.

1897. **Czapek,** —, in: Bericht Bot. Ges. oder in: Sitzungsber. Akad. Wien. Bd. 106, Abt. 1.
1897. **Erlanger, R. v.,** Beobachtungen über die Befruchtung und ersten zwei Teilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden, in: Biol. Centralblatt. Bd. 17.
1897. **Erlanger, R. v.,** Über die Morphologie der Zelle und den Mechanismus der Zellteilung, in Z. Centralbl. 4. Jahrg.
1897. **Erlanger, R. v.,** Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. 1. Über die Befruchtung und erste Teilung des Ascariseies, in: Arch. Mikr. Anat. Bd. 49.
1900. **Jensen, P.,** Über den Aggregatzustand des Muskels und der lebendigen Substanz überhaupt, in: Pflügers Arch. Bd. 80.
1864. **Kühne, W.,** Über die Bedeutung des Sauerstoffes für die vitale Bewegung, in: Zeit. Biol. N. F. Bd. 18.
1864. **Kühne, W.,** Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig.
1895. **Loeb, J.,** Untersuchungen über die physiologische Wirkung des Sauerstoffmangels, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 62.
1895. **Loeb, J.,** Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 1.
1855. **Nägeli, C.,** Die Glitschbewegung, eine besondere Art der periodischen Bewegung des Inhalts in Pflanzenzellen, in: Pflanzenphys. Untersuch. Heft 1.
1897. **Pfeffer W.,** Pflanzenphysiologie. Bd. 1. Stoffwechsel.
1889. **Pflüger, E.,** Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Bonn.
1888. **Quincke, G.,** Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen, in: Ann. Phys. Chem. Bd. 35. (Siehe auch: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Berlin 1888.)
1889. **Quincke, G.,** Über Protoplasmabewegung und verwandte Erscheinungen, in: Tagebl. 62. Vers. D. Naturf. Ärzte. Heidelberg.
1894. **Quincke, G.,** Über freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schäumen und Myelinformen durch ölsaure Alkalien und verwandte Erscheinungen, besonders des Protoplasmas, in: Ann. Phys. Chem.
1881. **Reinke, J.,** und **Rodewald,** —, Studien über das Protoplasma, in: Untersuch. Bot. Inst. Göttingen. Heft 2.
1896. **Rhumbler, L.,** Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung, 1. Teil: Die Cytokinese, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 3.
1897. **Rhumbler, L.,** Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 4.
1898. **Rhumbler, L.,** Die Mechanik der Zelldurchschnürung nach Meves und nach meiner Auffassung, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 7.
1898. **Rhumbler, L.,** Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, Vakuolenpulsation und Gehäusebau bei lobosen Rhizopoden, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 7.
1899. **Rhumbler, L.,** Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. 2. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungszentren der Zelle (etc.), in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 9.
1899. **Rhumbler, L.,** Allgemeine Zellmechanik, in: Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. 8.
1899. **Rhumbler, L.,** Physikalische Analyse und künstliche Nachahmung des Chemotropismus amöboider Zellen, in: Physik. Zeit. Leipzig 1. Jahrg. Nr. 3.

1902. **Rhumbler, L.,** Die Doppelschalen von *Orbitolites* und anderer Foraminiferen, in: Arch. Protist. Bd. 1.
1902. **Rhumbler, L.,** Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges insbesondere der Invagination, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 14.
1899. **Schenk, F.,** Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg.
1892. **Verworn, M.,** Die Bewegung der lebendigen Substanz etc. Jena.
1901. **Verworn, M.,** Allgemeine Physiologie. Jena.
1903. **Verworn, M.,** Die Biogenhypothese. Jena.

B. Stereomtheorie.

Die zweite, verbreitetere Anschauung über den Bau des Protoplasmas, die Stereomtheorie, wie wir sie nennen können, erkennt in ihm eine Ansammlung fester Teilchen von differenter Beschaffenheit, welche einer flüssigen Grundsubstanz eingelagert sind. Als feste Teilchen werden Körner und Fäden unterschieden, und zwar legen die einen Forscher (ALTMANN z. B.) besonderes Gewicht auf die Anwesenheit von Körnern, die anderen Forscher (vor allem FLEMMING) auf die Anwesenheit von Fäden. Fäden sind immer nachweisbar, Körner dagegen nicht immer; daraus erklärt es sich, daß die Zahl der Filartheoretiker über die der Granulartheoretiker weit überwiegt. Was bei BÜTSCHLI und seiner Schule als Wabenwandung gilt, wird von den Filartheoretikern als Bestandteil und als Querverbindung von Fäden gedeutet. Als erster Forscher, welcher im Plasma feste und flüssige Teilchen unterschied, ist BRÜCKE zu nennen. FROMMANN (1867) wiederum war der erste, der in der Ausbildung fädiger beziehungsweise netziger Strukturen einen allgemeinen Charakter des Plasmas zu erkennen glaubte. Diese Anschauung faßte, man kann sagen, allgemein festen Grund und Boden und wurde in verschiedener Richtung ausgebaut. Es ist unmöglich, auf die Ansichten der einzelnen Forscher einzugehen, da das hier viel zu weit führen würde; ich möchte vielmehr sogleich ein abgerundetes Bild vom Zellbau entwickeln, wie ich es in meiner Histologie (1902) dargelegt habe.

Wir haben danach vor allem zunächst zwischen einem fädigen Gerüst und einer häufig körnchenarmen, oft aber außerordentlich körnchenreichen Zwischen(Grund)-substanz zu unterscheiden. Gerüst sowohl wie Zwischensubstanz sind sehr verschieden benannt worden. Das erstere heißt bei KUPFFER Protoplasma, bei STRASSBURGER Cyto-Hyaloplasma, bei LEYDIG Spongioplasma, bei FLEMMING Filarmasse oder Mitom, bei VAN BENEDEN Reticulum. Am geeignetsten erscheint der Name Mitom; da unter Miten jedoch die sogenannten Chromosomen der indirekten Kernteilung (Mitosė) ver-

standen werden, so gebrauche ich die Bezeichnung Linom. Die Zwischensubstanz heißt bei KUPFFER Paraplasma, bei STRASSBURGER Cytochylema respektive Plasmochym, bei REINKE Enchylema, bei FLEMMING Interfilarmasse respektive Paramitom, bei LEYDIG und VAN BENEDEN Hyaloplasma. Da die Zwischensubstanz keine reine Flüssigkeit ist und man unter Chylus die mit Nährstoffen beladene Lymphe des Darms versteht, so ist die Bezeichnung Chylema besser zu vermeiden; ich habe in Anschluß an die Bezeichnung Hyaloplasma den kürzeren Ausdruck Hyalom eingeführt. Dieses setzt sich stets aus Körnern und einer Flüssigkeit, in welcher die ersteren

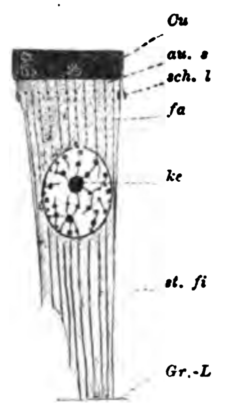


Fig. 4.
Lumbricus, Deckzelle. *Cu* Cuticula, *au. s* Außensaum, *sch. l* Schlußleiste, *fa* Faden, *ke* Kern, *st. fi* Stützfibrille, *Gr.-L* Grenzlamelle. Nach K. C. Schneider.

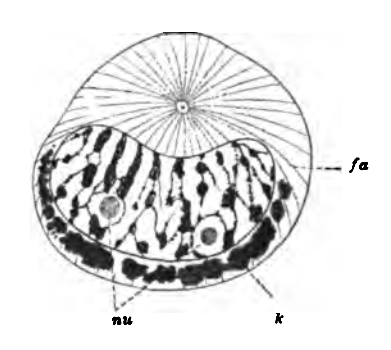


Fig. 5.
Salamandra, Urgenitalzelle. *fa* Fäden des Gerüstes, die im Centrosom zentriert sind (im Innern des Centrosoms liegt das Centralkorn), *nu* Nukleolen, *k* Körner des Sarks. Nach K. C. Schneider.

eingestreut sind, zusammen. Die Körner, von mir Chondren genannt, bilden zusammen das Chondrom, dessen Ausbildung die größten Differenzen zeigt. Für die Flüssigkeit, in welcher Linom und Chondrom eingebettet liegen, empfiehlt sich am besten die Bezeichnung Zelllymphe, da ihr Zusammenhang mit der Körperlymphe in vielen Fällen nachweisbar ist und in ihr die flüssigen Nährstoffe der Zelle enthalten sind.

Bemerkt sei kurz, daß ich den Ausdruck Protoplasma oder Plasma für die Substanz der ganzen Zelle anwende und in dieser unterscheide den Kern (Nucleus) und den Zellleib (Sark). Linom und Chondrom kommen beiden Zellteilen zu.

Dem Linom wird gewöhnlich eine netzige Beschaffenheit zugeschrieben. Für eine rein fädige Beschaffenheit trat vor allem FLEMMING ein; aber auch von verschiedenen anderen Autoren, z. B. von BALLOWITZ, HEIDENHAIN, PFEFFER und vor allem von mir wurden

in vielen Fällen selbständige Fäden im Plasma nachgewiesen. Nach meinen Anschauungen, die sich auf zahlreiche Untersuchungen stützen, ist folgender Bau des Linoms anzunehmen. Jeder Zellart kommt eine bestimmte Zahl von Fäden (Linen) zu, die sich in dreierlei Weise anordnen können. Im einfachsten Falle, wie er in dentypischen Epithelzellen vorliegt, verlaufen die Fäden sämtlich parallel von der Basalfläche der Zelle zur Oberfläche (Fig. 4), dabei dem Kern seitlich ausweichend. In vielen anderen Zellen (Lymph-, Pigment-, vielen Genitalzellen u. a.)

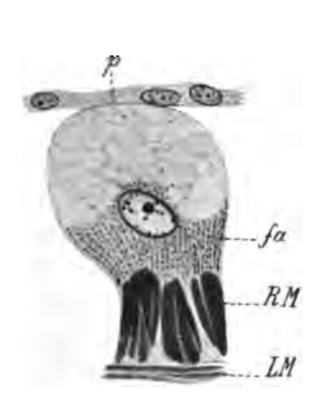


Fig. 6.
Lumbricus, Gefäßmuskelzelle von einer Herzschlinge. *RM* zum Zellkörper gehörige, quergeschnittene Ringmuskelfaser, *fa* senkrecht aufsteigende Gerüstfäden mit anliegender Körnelung *LM* Längsmuskelfasern. *p* Peritonäum. Nach einem Präparat des Studenten Herrn Gungl.

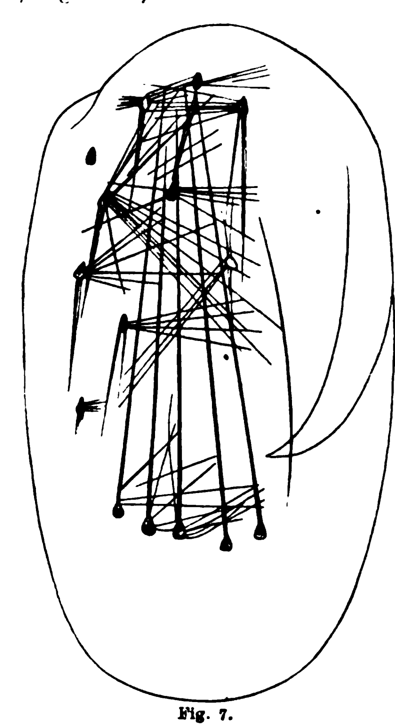


Fig. 7.
Euplotes harpa. Kombinationsbild aller zu den Cirren (welche quergetroffen und hell gehalten sind) gehörigen Sarkfibrillen. Nach Prowazek.

sind sämtliche Fäden zentriert angeordnet (Fig. 5), da sie sich im mittleren Verlaufe einem durch das Centrosom dargestellten Stützpunkt zuwenden; die Fadenhälften erscheinen dann als Radien einer Gerüststrahlung. In dritten Zellen zeigt ein Teil des Linoms besonderes Verhalten; er ist in Muskelsubstanz umgewandelt, deren einzelne fädige Elemente (Myofibrillen) anders orientiert sind (Fig. 6) als die des indifferenzierten Restes des Zellleibs (Sarkrest) und sich völlig selbständig verhalten.

Alle drei Fälle gelten nur für die Metazoen; es liegen triftige Gründe vor für die Protozoen, vor allem für die Ciliaten, eine wesentlich kompliziertere Anordnung des Linoms anzunehmen. Denn wir

wissen erstens, daß bei den Metazoen die Wimpern und Geißeln nichts anderes sind als modifizierte Abschnitte von Fäden, die aus der Zelle hervorragen. Nun sind die Wimpern und Geißeln der Metazoen immer nur an einer Zellfläche, an der Oberfläche, entwickelt, bei den Ciliaten aber entweder überall oder doch an verschiedenen Flächen vorhanden, was auf eine entsprechende Zuordnung von Gerüstfäden (Fig. 7) schließen läßt. Zweitens kommen vielen Ciliaten auch muskelartige Fibrillenbildungen, sogenannte Myoneme, zu, die eine abweichende Orientierung zeigen und sich vielfach mit den Wimperwurzeln überkreuzen. Es ist deshalb zur Zeit eine auch nur einigermaßen berechtigte Darstellung vom Gerüstbau der Protozoen nicht zu geben und bleibt künftiger Forschung überlassen (siehe auch den Schluß des nächsten Kapitels).

Ihrer Struktur nach sind die Plasmafäden (Fig. 8) als Reihen von feinen Körnern (Linochondren) aufzufassen, die durch schlanke Zwischenglieder zusammenhängen. Jedes Korn erscheint als zarte Anschwellung des Fadens, von der auch feine kurze Fortsätze ausgehen können, die sich mit Fortsätzen entsprechend gelegener Körner an Nachbarfäden zu quergestellten Brücken verbinden. Ein Korn mitsamt den zugehörigen Hälften der anstoßenden Zwischenglieder und Brücken repräsentiert eine Einheit, die den eigentlichen Linochonder vorstellt, hier aber, da als Korn gewöhnlich nur die geschwellte Fadenpartie bezeichnet wird, ein Fadenelement genannt werden soll. Die Anschwellungen der Fäden wurden bereits von van Beneden und Heidenhain gesehen; letzterer beschrieb auch die Brücken, aber nicht als fadenartige, sondern als lamellöse Querverbindungen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Querverbindungen lamellösen Charakter annehmen können; auf solche Weise kommen die Vakuolenwandungen, die Cuticulae und Limitantes der Zellen (siehe meine Histologie) zu stande. Aber im allgemeinen handelt es sich wohl sicher um fadenartige Verbindungen, die am deutlichsten als intercelluläre Brücken hervortreten und die in gleicher Höhe gelegenen Körner peripherer Fäden benachbarter Zellen in Verbindung setzen. Brücken gehen nur von indifferenzierten Fäden und deren in den Cuticulae gelegenen Fortsetzungen (Cuticularfibrillen, Fig. 9) aus. Die von den Zellfäden sich ableitenden Stütz-, Muskel- und Nervenfibrillen erscheinen, bis auf gewisse Einschränkungen (siehe im nächsten Kapitel), völlig glatt konturiert. Bemerkt sei noch, daß wie die Limitantes und Cuticulae quere lamellöse Verbindungen von Fäden repräsentieren, die Zell- und Kernmembranen durch longitudinale lamellöse Verbindungen von Fäden zu stande kommen. In beiden Fällen dürfte eine vom Hyalom stammende Kittsubstanz den innigen

Zusammenhang im Verein mit den Brücken vermitteln. Diese Kittsubstanz dürfte vielfach, vor allem bei den Vakuolen, zähflüssiger Natur sein.

Ein Vergleich der hier entwickelten Gerüstmorphologie mit den Anschauungen BÜTSCHLIS lehrt, daß die Fäden mitsamt den Brücken den Wabenwänden des Plasmaschaumes entsprechen, da die

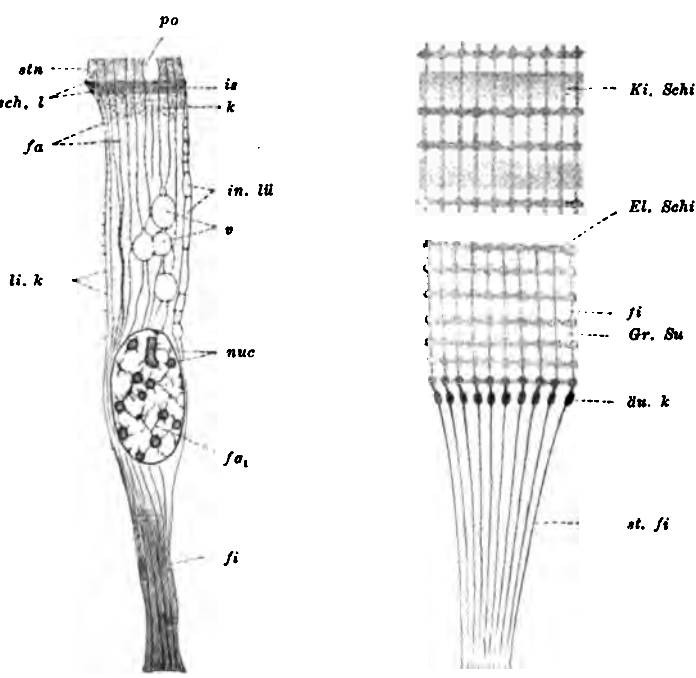


Fig 8.
Rana esculenta. Nährzelle des Dünndarms. *stn* **Stäbchensaum,** *po* **Pore desselben,** *is* **Innensaum,** *sch. l* **Schlußleisten,** *fa* **Sarkfäden mit Linochondren (*li. k*),** *v* **Vakuolen,** *in. lü* **Interzellularlücken,** *nuc* **Nukleom,** fa_1 **Kernfäden,** *fi* **Stützfibrillen.**
Nach K. C. Schneider.

Fig. 9.
Astacus, distaler Teil einer Panzerzelle mit zugehörigen Teilen des Panzers. *Ki. Schi* **Kittschicht,** *El. Schi* **elementare Kittschicht,** *fi* **Cuticular(Panzer-)fibrille,** *Gr.Su* **Grundsubstanz,** *st. fi* **Stützfibrillen der Zelle,** *äu. k* **äußere Körner (keine Basalkörner).**
Nach K. C. Schneider.

Waben der Größe nach mit den von Fäden und Brücken gebildeten Maschen übereinstimmen. Entschieden muß ich aber bestreiten, daß, wie BÜTSCHLI behauptet, in den Knotenpunkten der Gerüstmaschen gewöhnlich nur drei Lamellen (richtiger lineare Gebilde) zusammenstoßen sollen, wie es bei künstlichen Schäumen der Fall sein muß. Die körnigen Schwellungen nebeneinander verlaufender Fäden, von denen die Brücken ausgehen, liegen meist regelmäßig in gleichen Niveaus; es stoßen also immer vier Linien in einem Knotenpunkt zusammen. Wo eine Maschenbildung im Sinne BÜTSCHLIS (d. h. aber

ohne Bildung lamellöser Wandungen) vorliegt, dokumentiert sie sich deutlich und erscheint überhaupt auf die nervöse Substanz beschränkt (siehe im Kap. 10 das über die Zell- und Elementargitter Gesagte). Man frägt sich nun, da Schaum- und Gerüsttheoretiker zweifellos die gleiche Plasmastruktur vor Augen haben, wie ist es möglich, daß diese Struktur so verschiedene Deutung erfahren konnte? In erster Linie ist da hervorzuheben, daß die Struktur an der Grenze mikroskopischer Nachweisbarkeit steht. Es ist tatsächlich oft ein Entscheid, ob Waben- oder Fadenstruktur im Präparat vorliegt, nur äußerst schwierig oder gar nicht zu fällen. Deshalb müssen der Beurteilung der Zellstrukturen Befunde an Objekten, die günstig zu untersuchen sind, zu Grunde gelegt werden. Als Paradigmata fibrillären Baues haben die Muskel- und Nervenfasern (Fig. 10) zu gelten. Hier lassen sich selbständige Fibrillen färberisch so scharf differenzieren, daß der Mangel querer Verbindungen (ausgenommen die quergestreiften Muskelfibrillen) von den meisten Forschern nicht bezweifelt wird. BÜTSCHLI sieht jedoch auch in den Muskel- und Nervenfasern Waben in reihiger Anordnung. Obwohl nun zwar diese Beobachtung schon deshalb unrichtig ist, weil die Fibrillen der Muskelfasern durch Zerzupfung isoliert werden können, so erkennt doch jeder ohne weiteres, daß, wenn bei den Muskelfasern Ansichtsdifferenzen möglich sind, eine Einigung der Ansichten bei anderen schwierigeren Objekten ganz ausgeschlossen erscheint.

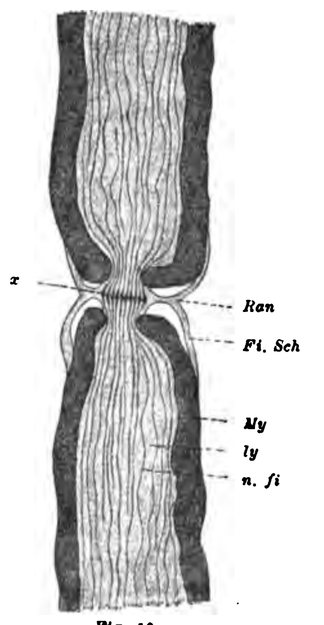


Fig. 10.
Rana esculenta, Ranviersche Einschnürung einer myelinscheidigen Nervenfaser nach Bethe und Mönckeberg. *Ran* **Ranviersche Einschnürung,** *Fi. Sch* **Fibrillenscheide (die parallele innere Linie ist die Schwannsche Scheide),** *My* **Myelinscheide,** *n. fi* **Neurofibrillen,** *ly* **axonale Lymphe,** *x* **intersegmentale Platte.**

Das Paradepferd der Schaumtheoretiker ist das Protozoenplasma. Hier soll eine wabige Struktur unleugbar ausgeprägt sein und wird auch von FLEMMING und anderen Forschern, die an Metazoenzellen lineare Struktur finden, zugegeben oder wenigstens nicht entschieden in Abrede gestellt. Ich selbst habe auf dem Protozoengebiet zu wenig Erfahrung, um mich bestimmt für oder wider ent-

scheiden zu können; nur in Rücksicht auf die Metazoen schreibe ich auch den Protozoen fädige Gerüststruktur zu, dabei im Auge behaltend, daß sicher nachweisbare Wabenstrukturen, z. B. die oben erwähnten Alveolarschichten, bei den Metazoen durch flächenhafte Verklebung von Fäden hervorgehen. Mir erscheinen hinsichtlich der Protozoen die theoretischen Einwendungen Bütschlis und Rhumblers gegen die Annahme einer Fadenstruktur gewichtiger als ihre mikroskopischen Beobachtungen. Diese Einwände beziehen sich auf den Nachweis schneller Strömungen, vor allem von Wirbelbewegungen innerhalb des Protozoenplasmas (*Amöba blattae*); ferner auf die Bildung runder Tropfen (Vakuolen) und deren Verschmelzungen; schließlich auf die Bildung der Pseudopodien. Nur die Schaumtheorie, die ein festes Gerüst überhaupt ablehnt, soll diesen Vorgängen Rechnung tragen können. Ich muß diesen Ansichten entgegentreten. Denn wenigstens in Hinsicht auf die Pseudopodienbildung glaube ich den Beweis liefern zu können, daß sie durch Veränderungen an Fäden möglich ist. Da wir hier vor einer der Fundamentalfragen der Zellphysiologie stehen, so sei in einem besonderen Kapitel auf die Kontraktionsvorgänge eingegangen.

Genaueres über das Chondrom siehe in Kap. 4—10.

Literatur zu B.

1890. **Altmann, R.**, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 1890.
1892. **Altmann, R.**, Ein Beitrag zur Granulalehre, in: Verh. Anat. Ges. 6. Vers.
1893. **Altmann, R.**, Die Granulalehre und ihre Kritik, in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1896. **Altmann, R.**, Über Granula- und Intergranularsubstanzen, in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt.
1896. **Altmann, R.**, Über das Wesentliche in der Zelle. ibid.
1891. **Apathy, S.**, Über die „Schaumstruktur" hauptsächlich bei Muskel- und Nervenfasern, in: Biol. Centralbl. Bd. 11.
1879. **Arnold, J.**, Uber feinere Struktur der Zellen unter normalen und patholog. Bedingungen, in: Arch. Path. Anat. Bd. 77.
1899. **Arnold, J.**, Über Granulafärbung lebender und überlebender Leukocyten, in: Arch. Path. Anatomie. Bd. 157.
1889. **Ballowitz, E.**, Über Verbreitung und Bedeutung feinfaseriger Strukturen in den Geweben und Gewebselementen des tierischen Körpers, in: Biol. Centralbl. Bd. 9.
1890. **Ballowitz, E.**, Fibrilläre Struktur und Kontraktilität, in: Verh. Anat. Ges. 3. Vers. Berlin.
1883. **Beneden, E. van**, Recherches zur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, in: Bull. Acad. R. Belgique V. 4.

1887. **Beneden, E. van, & Neyt. . . .**, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig.

1861. **Brücke, E. W.**, Die Elementarorganismen, in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. 44. Abt. 2.

1894. **Drüner, —**, Studien über den Mechanismus der Zellteilung, in: Jen. Zeit. Bd. 29.

1882. **Flemming, W.**, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig, 424 pag.

1887. und 1891. **Flemming, W.**, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. 1. und 2. Teil, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 29 und Bd. 37.

1891. **Flemming, W.**, Über Teilung und Kernformen von Leukocyten und über deren Attraktionssphären, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 37.

1895. **Flemming, W.**, Zur Mechanik der Zellteilung, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 46.

1867. **Frommann, C.**, Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarks. Jena.

1875. **Frommann, C.**, Zur Lehre von der Struktur der Zellen, in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 9.

1880. **Frommann, C.**, Zur Lehre von der Struktur der Zellen, in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 14.

1884. **Frommann, C.**, Untersuchungen über Struktur, Lebenserscheinungen und Reaktionen tierischer und pflanzlicher Zellen, in: Jen. Zeit. Bd. 17.

1889. **Frommann, C.**, Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in tierischen Zellen, in: Jen. Zeit. Naturw. Bd. 23.

1899. **Heidenhain, M.**, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen, in: Anat. Anz. Bd. 16.

1899. **Heidenhain, M.**, Über die Struktur der Darmepithelzellen, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 54.

1902. **Heidenhain, M.**, Das Protoplasma und die kontraktilen Fibrillärstrukturen, in: Anat. Anz. Bd. 21.

1897. **Hermann, F.**, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 50.

1898. **His, W.**, Über Zellen und Syncytienbildung. Studien am Salmonidenkeim, in: Abh. Sächs. Ges. Wiss. Bd. 24.

1875. **Kupffer, C. v.**, Über Differenzierung des Protoplasma in den Zellen tierischer Gewebe, in: Schrift. Naturwiss. Verein Schleswig-Holstein. Bd. 1.

1896. **Kupffer, C. v.**, Über Energiden und paraplastische Bildungen. München.

1883. **Leydig, F. v.**, Untersuchungen zur Anatomie der Tiere. Bonn.

1885. **Leydig, F. v.**, Zelle und Gewebe. Bonn.

1896. **Meves, F.**, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 48.

1897. **Meves, F.**, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 50.

1897. **Meves, F.**, Über den Vorgang der Zelleinschnürung, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 5.

1890. **Pfeffer, W.**, I. Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. II. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge in: Abh. Sächs. Ges. Wiss. Bd. 16. Teil II.

1902. **Prowazek, S.**, Protozoenstudien III. *Euplotes Harpa*, in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 14.

1885. **Rabl**, C., Über Zellteilung, in: Morph. Jahrb. Bd. 10.
1889. **Rabl**, C., Über Zellteilung, in: Anat. Anz.
1890. **Rabl**, C., Über die Prinzipien der Histologie, in: Verh. Anat. Ges. 3. Vers. Berlin.
1894 und 1895. **Reinke**, F., Zellstudien, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 47 und 50.
1881. **Reinke**, J., & **Rodewald**, H., Studien über das Protoplasma, in: Untersuch. Bot. Inst. Göttingen. Heft 2.
1891. **Schneider**, K. C., Untersuchungen über die Zelle, in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 9.
1893. **Schneider**, K. C., Einige histologische Befunde an Cölenteraten, in: Jena. Zeit. Naturwiss. Bd. 27.
1902. **Schneider**, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1876. **Strasburger**, E., Zellbildung und Zellteilung. Jena.
1876. **Strasburger**, E., Studien über das Protoplasma, in: Jen. Zeit. Bd. 10.
1892. **Zoja**, L. & R., Über die fuchsinophilen Plastidulen (Altmanns Bioblasten). in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. f. 1891.

3. Kapitel.

Kontraktion.

A. Fibrillenstruktur.

Am besten erforscht sind die Kontraktionsvorgänge an den quergestreiften Muskelfasern der Arthropoden und Vertebraten. Die bis jetzt vorliegenden Befunde haben zur Aufstellung zahlreicher Kontraktionstheorien geführt, von denen die ENGELMANNsche Quellungstheorie den größten Beifall gefunden hat. Ich selbst kann mich dieser Theorie nicht anschließen, habe mir vielmehr auf Grund eigener Befunde eine Anschauung gebildet, deren Grundzüge bereits in meiner Histologie enthalten sind und die ich im nachfolgenden genauer darlegen will. Zunächst müssen kurz die wichtigsten Strukturbefunde an der ruhenden und sich kontrahierenden Faser dargelegt werden.

Jede quergestreifte Muskelfaser besteht aus einer Summe von Muskelfibrillen, welche untereinander in innigem Verband stehen. Die quergestreiften Muskelfibrillen sind nichts anderes als modifizierte Plasmafäden, die bereits im letzten Kapitel geschildert wurden. Zwar glaubt neuerdings GODLEWSKI nachgewiesen zu haben, daß die Fibrillen durch sekundäre Verschmelzung selbständig im Myoblast auftretender Körner, die sich reihenweise anordnen, entstehen. Doch lehrten mich eigene Untersuchungen an den Rückenmuskeln von Salamanderlarven, sowie vor allem an Rücken- und Herzmuskeln junger Haifischembryonen (*Spinax*),*) daß die von GODLEWSKI gesehenen Körner Teilen präformierter Plasmafäden in den Myoblasten entsprechen, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwärzen und bei der Bildung der Fibrillen hervortreten. Jede Muskelfibrille entspricht einer geringen Zahl von Plasmafäden (Fig. 11), die sich so innig aneinander legen, daß sie später nicht mehr gesondert zu unterscheiden sind. Alle Fibrillen entstehen auf diese Weise; eine Vermehrung derselben durch Längsspaltung, wie sie besonders von M. HEIDENHAIN angenommen wird, kommt nicht vor. Der Hauptgrund, der zur letzteren Hypothese hinführte, war die durch gewisse Befunde ge-

*) Das Material verdanke ich Herrn Dr. JOSEPH.

stützte Annahme, daß jede auch noch so große vielkernige Muskelfaser aus einem einzigen unscheinbaren Myoblasten hervorgehe; eine Annahme, die durchaus unrichtig ist, da vielmehr die dicken vielkernigen Fasern der Arthropoden und Vertebraten durch syncytiale Verschmelzung zahlreicher Myoblasten entstehen.*) An den Fibrillen sind folgende Strukturen, die sich von denen der Plasmafäden ableiten, nachweisbar.

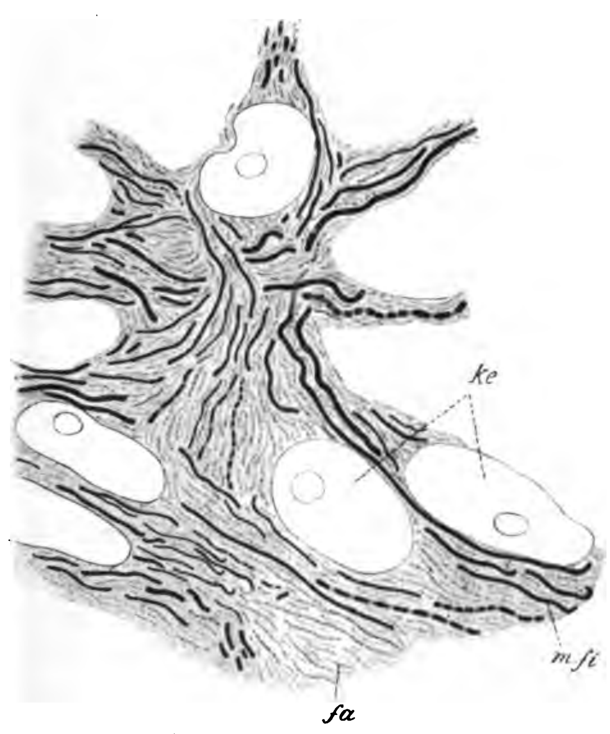


Fig. 11.

Spinax, Bildung der Herzmuskelfibrillen, *fa* Sarkfäden, durch deren Verklebung und Differenzierung die Muskelfibrillen (*m fi*) entstehen. An einzelnen derselben ist die Querstreifung angedeutet; an den Fäden treten die Linochondren hervor. *ke* Kerne. Nach einem Präparat von Herrn Dr. H. Joseph.

Die Fibrillen (Fig. 12) gliedern sich in eine bestimmte große Zahl gleichlanger Segmente, deren Grenzen durch Körner (Zwischenstreifen, abgekürzt Z) markiert werden. Von den

---

*) Siehe hierüber das Referat von Maurer und meine Histologie. — Die vielfach nachweisbare Kernvermehrung innerhalb der Myoblastsyncytien (von mir Myen genannt) ist ein Vorgang für sich, der wohl nur zur Funktion der Fasern in Beziehung steht.

Zwischenstreifen spannen sich Brücken zu den entsprechend gelegenen Streifen der benachbarten Fibrillen; diese Brücken bilden insgesamt die sogenannten Grundmembranen (besser Quernetze zu nennen), welche die Fasern in eine Reihe von Muskelfächern gliedern und mit dem die ganze Faser umhüllenden Myolemm (sogenanntes Sarkolemm) in Zusammenhang stehen. Sie vermitteln den festen Zusammenhalt der Fibrillen und leiten sich von den Brücken der Plasmafäden ab, welche dem gleichen Zwecke dienen, nur weit weniger kräftig entwickelt sind. Jedes Z entspricht also funktionell einem Fadenkorn und leitet sich entwicklungsgeschichtlich auch von einem solchen ab.

Die eigentliche Querstreifung ergibt sich aus der Beschaffenheit der Segmente. Der mittlere Teil verhält sich bei Anwendung des Polarisationsapparates positiv-einachsig doppelbrechend (anisotrope Region, Fig. 13), während die Endabschnitte, die zusammen ungefähr die gleiche Länge wie die mittlere Region besitzen, einfachbrechend sind (isotrope Regionen). Z selbst ist schwach anisotrop und gleiches gilt für einen innerhalb der isotropen Regionen gelegenen schmalen Nebenstreifen (N), der indessen nur bei den reich gegliederten, langen Segmenten der Arthropodenmuskulatur meist nachweisbar ist und den Vertebraten fast durchwegs abgeht. Bei der Kontraktion schwindet die Doppelbrechung in Z und N und wird auch etwas schwächer in der anisotropen Region; niemals jedoch werden, wie MERKEL behauptete, isotrope Abschnitte der Fibrillen bei der Kontraktion anisotrop (mit ENGELMANN und ROLLETT).

Anders liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Färbbarkeit (am geeignetsten ist Schwärzung mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin). An den ruhenden Segmenten schwärzt sich die anisotrope Region mit Ausnahme der Mitte und gliedert sich derart in zwei dunkle, breite, scharf hervortretende Streifen (typische Querstreifen, Q genannt), und in den hellen Mittelstreifen (sogenanntes Qh oder einfach h). Ebenfalls schwärzt sich Z und, wenn vorhanden, auch N. Die isotropen Stücke (Q — Z = J oder Q — N = J und N — Z = E) bleiben hell. Während der Kontraktion verändert sich nun die Lage der schwärzbaren Streifen vollständig, und zwar in der Weise, daß scheinbar beide Q sich gegen die Segmentenden hin verschieben und hier mit den entgegenkommenden der Nachbarsegmente zu breiten, in der Höhe der Grundmembranen gelegenen, sogenannten Kontraktionsstreifen (C) verschmelzen. Im einzelnen vollzieht sich dieser auffallende Vorgang folgendermaßen. Z verliert seine Schwärzbarkeit; es wird zum farblosen Z-Punkt (Z'). Das gleiche gilt für

die als Q bezeichneten Abschnitte der anisotropen Region, die am kontrahierten Segment nicht hervortreten, so daß die anisotrope Region farblos erscheint. Dagegen werden die isotropen Regionen, von Q aus schwärzbar und diese neuen schwarzen Querstreifen, die ROLLETT J' nennt, wandern über die isotropen Regionen, die sich zugleich stark

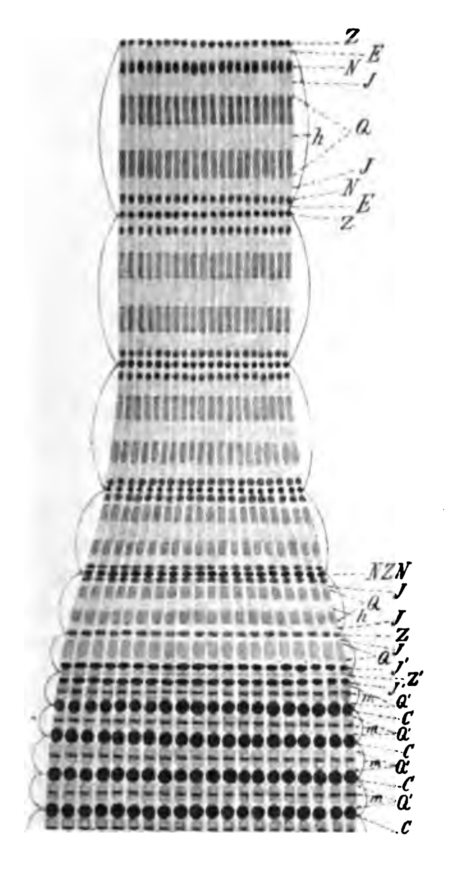


Fig. 12.
Arthropodenmuskelfaser, lokal kontrahiert. Nach Rollett. *Z* Zwischenstreifen, *N* Nebenstreifen, *Q* anisotrope Substanz, *E* und *J* isotrope Streifen, *h* heller Mittelstreifen, *Z'* Z Punkt. *Q'* hell gewordene anisotrope Substanz, *J'* dunkel gewordener isotroper Streifen, *C* Kontraktionsstreifen. Außen an der Faser ist beiderseits das Sarko(Myo-)lemm eingezeichnet.



Fig. 13.
Muskelfaser von Telephorus melanurus, oben gestreckt, unten verkürzt, in gewöhnlichem und in polarisiertem Licht. Nach Engelmann. *Z* Zwischenstreifen, *N* Nebenstreifen, *C* Kontraktionsstreifen, *A* anisotrope (rechts hell gehalten), *J* isotrope Substanz (rechts dunkel gehalten).

verkürzen, gegen die Z-Punkte hin. Die Kontraktionsstreifen kommen also dadurch zu stande, daß je zwei benachbarte isotrope Regionen, indem sie sich bei der Verkürzung schwärzen, im letzten Stadium der Kontraktion zu einem breiten Streifen zu verfließen scheinen.

Ich konnte nun nachweisen, daß bei der Streckung der Fibrillen, nach Abschluß der Kontraktion, die scheinbare Streifenverlagerung nicht rückläufig wird, wie man allgemein annimmt, sondern daß der Kontraktionsstreifen sich rasch zu Z verschmälert, während die isotrope Region aufs neue hell hervortritt und die anisotrope Region sich von der Segmentmitte aus wieder schwärzt. (Fig. 14.) An Stelle von h tritt bereits auf dem Stadium des Kontraktionsstreifens — nur bei sehr starker Segmentverkürzung fehlend — ein feiner schwarzer Streifen auf (Mittelstreifen, M), der sich bei der Streckung rasch ausbreitet und über die ganze anisotrope Region ausdehnt. Indem wieder die Mitte hell wird, sind beide Q, sowie Qh aufs neue gebildet. Aus diesem äußerst wichtigen Befunde ergibt sich, daß alle Veränderungen der Segmente, soweit die Färbbarkeit in Betracht kommt, in der Segmentmitte beginnen. Von dieser aus laufen nach zwei entgegengesetzten Richtungen schwärzbare Wellen über das Segment, gegen dessen Enden hin. Sie breiten sich bei der Streckung über die anisotrope Region aus, gelangen bei der Kontraktion bis zum Z-Punkt und verschwinden hier bei der folgenden Streckung bis auf einen im Z-Punkte verharrenden Rest, der den Zwischenstreifen, das eigentliche Z repräsentiert. Komplizierter stellt sich das Verhalten dar, wenn N vorhanden ist, also die Segmente länger sind. Die in N lokalisierte schwärzbare Substanz ist, ebenso wie die in Z, ein Rest des Kontraktionsstreifens, der sich bei der Streckung erhält und erst in der ersten Hälfte der folgenden Kontraktionsphase gegen den Z-Punkt hin verlagert wird und dort verschwindet. Jede Kontraktion zeigt hier also die Wanderung zweier schwärzbarer Wellen. Die eine beginnt in N und verschwindet rasch im Z-Punkt; die andere beginnt in M und wird, allerdings nach starker quantitativer Einbuße, in N und Z auf die nächste Kontraktionsphase hinübergenommen.

B. ENGELMANNS Kontraktionstheorie.

Unter den Theorien, welche zur Erklärung des Kontraktionsvorganges aufgestellt wurden, erfreut sich die ENGELMANNsche Quellungstheorie des größten Beifalls. Sie steht zu den bereits mitgeteilten (Kap. 2) Ansichten BÜTSCHLIS und VERWORNS im Gegensatz, da sie die Kontraktion an feste Teilchen (Molekülgruppen) gebunden glaubt, die durch Quellung ihre Gestalt zu verändern vermögen. Die Teilchen (Inotagmen) haben im Streckungszustand der Fibrille schlanke fadenförmige Gestalt; sie sind positiv-einachsig doppelbrechend, mit zur Längsachse der Fibrille paralleler optischer

Achse, kommen nur den anisotropen Regionen zu und ordnen sich hier in Längsreihen an, innerhalb welcher sie durch Molekularkräfte zusammengehalten werden. Bei der Kontraktion der Fibrillen verquellen sie auf Nervenreiz hin unter Aufnahme von Wasser, das sie den isotropen Regionen, die dabei stark zusammenschrumpfen, entziehen. Um so viel als die isotropen Regionen an Volumen abnehmen,

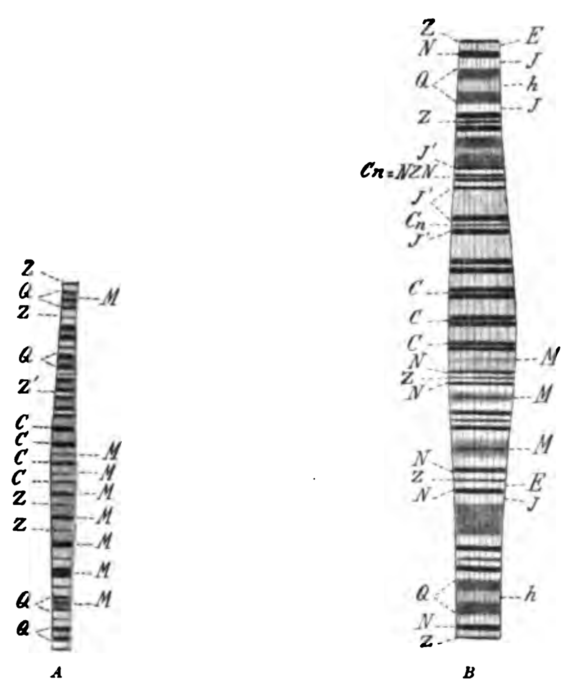


Fig. 14.

Kontraktion und Streckung einer einfach (*A*) und einer kompliziert (*B*) quergestreiften Muskelfaser, schematisch. *Z* Zwischenstreifen, *N* Nebenstreifen, *Q* Hauptstreifen der anisotropen Substanz, *M* dunkler Mittelstreifen, aus dem sich bei der Streckung beide *Q* herausbilden, *h* heller Mittelstreifen, *E* und *J* isotrope Streifen, *Z'* Z-Punkt, *J'* dunkel gewordene isotrope Streifen, *Cn* erster Kontraktionsstreifen (bei *B*), *C* Hauptkontraktionsstreifen, aus dem bei der Streckung (in *B*) *Z* und *N* hervorgehen.

nehmen die anisotropen Regionen an Volumen zu, so daß also die Fibrille, die sich bis weit über die Hälfte der Streckungslänge verkürzen kann und hierbei sich ansehnlich verdickt, ihr Gesamtvolumen wahrt oder es wenigstens nur um ein Minimum verringert. Engelmann schloß auf eine Verquellung der Inotagmen bei der Kontraktion aus dem chemischen Verhalten der anisotropen Regionen, die bei Säurezusatz im Streckungszustande leicht verquellen und sich dabei etwas verkürzen; außerdem aus der Verminderung der Färbbarkeit, die auf Aufnahme von Wasser hindeutet. Wiederum die Ab-

gabe des Wassers aus den isotropen Regionen erschloß er aus dem Schrumpfen dieser letzteren bei Alkoholbehandlung und aus der Zunahme der Färbbarkeit bei der Kontraktion, was auf Abgabe von Wasser hindeutet. Verkürzung bei Quellung läßt sich für fibrilläre organische Substanzen, z. B. für Bindegewebsfibrillen, experimentell nachweisen und wird noch bei Wärmezutritt gesteigert, wie ENGELMANN an einem schönen Experiment (1893) zeigte. Man vergleiche auch die RHUMBLERschen Mitteilungen über die Verquellung von festgewordenen Gelatinefäden in nicht zu kaltem Wasser (Referat p. 561). Die zur ausgiebigen Verkürzung der Inotagmen nötige Wärme soll durch die Verbrennung der Nährstoffe (Kohlenhydrate) geliefert werden.

Nach der ENGELMANNschen Theorie würde sich die Kontraktion der Fibrillen aus zwei Momenten ergeben: erstens aus der aktiven Verkürzung der in den anisotropen Regionen gelegenen Reihen quellbarer Inotagmen und zweitens aus der Wasserentziehung aus den isotropen Regionen. ENGELMANN gibt nicht näher an, wie er sich die Beschaffenheit der letzteren denkt; jedenfalls darf man sie sich nicht flüssig vorstellen, da sonst ein Zusammenhalt der Fibrillenglieder bei der Kontraktion ausgeschlossen wäre. Das hat auch v. EBNER erkannt und deshalb für die isotropen Regionen, ebenso wie für die anisotropen, ein Gerüst reihig geordneter fester Teilchen gefordert, die sich aber ihrem optischen Verhalten nach von den Inotagmen der anisotropen Regionen unterscheiden würden. An fortlaufende Reihen fester Teilchen denkt auch HEIDENHAIN, wenn er die Muskelfibrillen als Summen paralleler Molekularfibrillen auffaßt. So berechtigt nun auch die v. EBNERsche Forderung ist (siehe Kap. 2), so läßt sie sich doch nicht, wie v. EBNER glaubt, mit der Annahme einer Wasserentziehung aus den isotropen Regionen vereinigen. Denn es ist äußerst beachtenswert, daß die Verkürzung der anisotropen Regionen eine weit geringere ist als die der isotropen Regionen. Die ersteren verkürzen sich nach ENGELMANNS eigenem Nachweis infolge der Inotagmenverquellung nicht ganz auf die Hälfte, dagegen schrumpfen die letzteren durch Wasserentziehung bis auf $^1/_{10}$ der ursprünglichen Länge zusammen. Das Wasser der isotropen Regionen muß deshalb in der Richtung der Längsachse der Fibrille zwischen den hier vorhandenen nicht quellbaren festen Teilchen gelegen sein; sonst wäre ja eine Verkürzung der isotropen Regionen bei der Wasserentziehung nicht möglich. Von einem festen Gerüst kann man aber nicht reden, wenn zwischen die festen Teilchen sich beträchliche Mengen von Wassermolekülen einschieben. Die v. EBNERsche Forderung muß daher dahin vervollständigt werden, daß man annimmt, das Wasser der iso-

tropen Regionen könne nur quer zur Längsachse der Fibrille zwischen den festen Teilchen eingelagert sein. Akzeptiert man aber diese nicht zu umgehende Annahme, so wird eine Verkürzung der isotropen Regionen nur durch Formveränderung der festen Teilchen erklärbar. Wir sehen also, daß die ENGELMANNsche Hypothese unhaltbar ist (siehe auch weiter unten).

ENGELMANN hat seine Theorie auch auf das undifferenzierte Plasma ausgedehnt und angenommen, daß dasselbe ein Aggregat von Inotagmen sei, die wegen der verhältnismäßig bedeutenden Menge des im Plasma vorhandenen Imbibitionswassers sich leicht verschieben können. Bei ihrer Quellung kommt es zugleich zu orientierter Anordnung, so daß sich vorübergehend fibrillenartige Inotagmenreihen ausbilden; denn nur bei gleichzeitigem Wirken von Anziehungskräften zwischen den Inotagmen, unter Verdrängung des zwischen ihnen befindlichen Wassers — „bei hinreichend geringer Menge des intertegmatischen Wassers" (1879) — kann überhaupt die durch Quellung bedingte Formveränderung der Inotagmen eine Verkürzung von Inotagmenreihen bewirken. ENGELMANN weist direkt auf die fibrilläre Zerklüftung hyalinen Protoplasmas bei Wasserentziehung hin. Indessen ist die Annahme einer Kohäsionsveränderung im flüssigen Plasma, veranlaßt durch Wasseraufnahme von Seiten der Inotagmen, vollkommen hypothetisch und wird durch keine Beobachtungen gestützt. Auch BÜTSCHLI und seine Schule lassen die anscheinend fibrillären Strukturen des Plasmas, die sie als Reihen von Waben deuten, nicht erst beim Kontraktionsvorgang entstehen, sondern sehen in ihrer Ausbildung eine Vorbedingung für diesen, der selbst wieder durch Tensionsänderung in den Wabenwandungen zu stande kommt. Die ENGELMANNsche Hypothese ist also auch in dieser speziellen Anwendung unhaltbar.

Auch der Gedanke einer so ausgiebigen Formveränderung fester Teilchen durch Quellung, als sie zur Erklärung der enormen Fibrillenverkürzung nötig ist, muß abgelehnt werden, da quellende Körper im allgemeinen nur ihr Volumen, nicht aber ihre Form ändern. Daher auch das Bemühen ENGELMANNS, für die Kontraktion des Muskels die Wärmeentwicklung desselben in Betracht zu ziehen, da eine solche die Verkürzung bei Quellung begünstigt. Indessen wird man trotz dieses Bemühens die Quellungshypothese fallen lassen müssen. Sie würde auch, falls sie Geltung hätte, nicht im geringsten das eigentliche Wesen des Kontraktionsvorganges erklären, sondern nur eine Übertragung der Vorgänge an der ganzen Fibrille auf deren Teilchen bedeuten. Man hat nun wieder zu fragen, was bedingt die Quellungsmöglichkeit in den Inotagmen? Ein Nervenreiz soll den Anstoß geben; dieser könnte aber

nur eine chemische Veränderung der Inotagmen anregen, die zur Imbibition mit Wasser führt. Zugegeben die Möglichkeit einer Änderung des Chemismus und der Imbibition, so müßte bei der Fibrillenstreckung durch einen neuen Nervenreiz eine rückläufige Änderung des Chemismus und Ausstoßung des Quellungswassers aus den Inotagmen gefordert werden. Das wesentliche Moment stellt also die rhythmische Veränderung des Chemismus vor und diese zu erklären hat ENGELMANN nicht versucht. — Erwähnt sei, daß eine chemische Erklärung des Kontraktionsvorganges von FICK versucht wurde, die aber bereits von anderer Seite genügend widerlegt erscheint und daher hier übergangen werden kann.

C. BERNSTEINS Kontraktionstheorie.

Ich gehe nur noch auf den BERNSTEINschen Erklärungsversuch ein, der die Kontraktionserscheinungen auf Änderungen in der Oberflächenspannung der als fest angenommenen Fibrillen zurückführt. Er geht von der Tatsache aus, daß auch zwischen festen Körpern und angrenzenden Flüssigkeiten Oberflächenspannung nachzuweisen ist (QUINCKE) und nimmt an, daß sich die in den Fibrillen herrschende Spannung durch chemische Änderung der Fibrillen oder der Interfibrillarsubstanz (Sarkoplasma) verstärken kann, so daß es zur Verkürzung der Fibrillen kommt. Aus je zahlreicheren und feineren Fibrillenelementen die Muskelfaser besteht, je mehr Oberfläche sie also darbietet, um so ausgiebiger muß die Verkürzung sein. Aber zugegeben die Möglichkeit einer so enormen Erhöhung der Oberflächenspannung an den Fibrillen, als sie die tatsächlich beobachtete Verkürzung erfordert, so bleibt doch wieder die Ursache der Spannungsänderung, also die Änderung eines Chemismus, sei es dessen der Fibrillen oder der Interfibrillarsubstanz, zu erklären. Mit allen mechanischen Theorien des Kontraktionsvorganges ist uns nicht geholfen, da sie, an sich im höchsten Maße unwahrscheinlich, immer auf chemische Vorgänge hinweisen, zu deren Aufklärung nur PFLÜGER und VERWORN durch ihre Hypothese der Sauerstoffeinfügung in die Biogenmoleküle beizutragen versucht haben. Daß diese Hypothese unhaltbar ist, wird im Kap. 8 gezeigt werden; aber noch weit unhaltbarer erscheinen ohne weiteres die nur der Außenseite des Kontraktionsvorganges rechnungtragenden Hypothesen, die das eigentlich wesentliche Moment ganz unberücksichtigt lassen. Wenn daher BERNSTEIN p. 26 meint: „Das bis dahin ungelöste Rätsel der tierischen Bewegungen erscheint uns nun, wenn sich die Oberflächenspannungstheorie durch weitere Prüfungen bewährt, als ein einfaches Problem der Physik und Chemie“,

und wenn er dabei schleunigst die Gelegenheit benutzt, um allen jenen, die behaupten, daß „die eigentlichen Phänomene des Lebens, insbesondere die Bewegung der Organismen, einer naturwissenschaftlichen Erklärung nicht vollständig zugänglich seien“, den Vorwurf zu machen, daß ihre Betrachtungsweise dem Fortschritt der Wissenschaft auf Grundlage des gesunden Menschenverstandes nur hinderlich ist und in ihren Konsequenzen zur Verteidigung des Aberglaubens (Spiritismus u. s. w.) dienen könnte, so überschätzt er erstens die Bedeutung seines Erklärungsversuches außerordentlich, da gerade in dem „einfachen Problem der Chemie“ erst die wahre Schwierigkeit beginnt, und er beweist in Wahrheit gar nichts gegen die von ihm bekämpfte Betrachtungsweise, da es ja durchaus fraglich bleibt, ob die unbekannten chemischen Vorgänge in der Muskelsubstanz wirklich nur rein chemische Vorgänge und nicht etwa andersartige, ihrem Wesen nach zur Zeit nicht analysierbare, sogenannte vitale, eventuell psychische sind oder wenigstens mit solchen verknüpft sind. Ebenso wie die ENGELMANNsche Hypothese könnte auch die BERNSTEINsche, falls sie überhaupt richtig wäre, nur als „eine Vorarbeit für eine künftige erschöpfende Theorie des Kontraktionsvorganges“ (HERMANN) bezeichnet werden. Im folgenden soll aber dargetan werden, daß der Kontraktionsvorgang auf Grund der mikroskopischen Befunde, auf die BERNSTEIN überhaupt keine Rücksicht nimmt, von einem ganz anderen Gesichtspunkt aus, als es bis jetzt geschah, beurteilt werden muß.

D. Eigene Anschauung (Myinhypothese).

Zunächst sei noch erwähnt, daß die ENGELMANNsche Quellungstheorie auch ohne weiteres stürzt bei Berücksichtigung der Tatsache, daß in jedem Plasma Fäden vorkommen, die kontraktil, aber nicht doppeltbrechend sind. Diese Fäden gleichen den isotropen Regionen der quergestreiften, aus Plasmafäden sich entwickelnden Fibrillen, die direkt als unverändert übernommene Fadenabschnitte zu betrachten sind. ENGELMANN hat diese isotropen Plasmafäden ganz übersehen; sie sind aber nachweisbar in jedem kontraktilen Plasma, z. B. in den oft enorm langen und äußerst feinen Fortsätzen der Pigmentzellen, an denen Formveränderungen mit Sicherheit nachgewiesen wurden, in den Pseudopodien der Lymphzellen (Fig. 15), die ihre Form gleichfalls verändern, allgemein in jeder Zellform, wenn diese sich zur Teilung anschickt, da sie hier die kontraktilen Spindelfäden liefern (siehe meine Histologie). Die Kontraktilität der Plasmafäden erweist, daß auch die isotropen Regionen der quergestreiften Fibrillen aktives Kontraktionsvermögen besitzen müssen. Daraus schon folgt mit großer

Sicherheit die Unhaltbarkeit der Quellungstheorie, denn eben für die isotropen Fibrillenregionen glaubte ENGELMANN erwiesen zu haben, daß sie bei der Kontraktion wasserärmer werden, daß hier also keine Quellung sich vollzieht.

Zu einer neuen Kontraktionshypothese gibt vor allem der mitgeteilte Befund über die Fibrillenstreckung erwünschte und, wie mir scheint, sichere Anhaltspunkte. Die anisotrope Region jedes Segments wird bei der Streckung von der Mitte aus schwärzbar; bei der Verkürzung verliert sich diese Färbbarkeit. Es drängt sich der Gedanke auf, daß zwischen Streckung und Färbbarkeit und ebenso zwischen Verkürzung und Abblassung ein ursächliches Verhältnis besteht. Die Streckung der anisotropen Regionen erscheint durch das Auftreten einer schwärzbaren Substanz in der Fibrille direkt bedingt. Diese Substanz würde sich zwischen bestimmt geordnete präformierte und dauernd existierende Teilchen in der Längsrichtung der Fibrille einschieben und sie auseinanderdrängen. Umgekehrt würde die Verkürzung der anisotropen Regionen durch Zerfall der schwärzbaren Substanz und Annäherung der genannten Teilchen zu stande kommen. Die Zerfallsprodukte bleiben in der Fibrille und häufen sich in querer Richtung zur Fibrillenlängsachse zwischen den Teilchen an, derart die Verdickung der Fibrille bedingend. Bei der Streckung werden sie wieder zum Neuaufbau der schwärzbaren Substanz verwendet. Wahrscheinlich wird weder nach außen, d. h. in die Interfibrillarsubstanz, Substanz abgegeben, noch aus dieser überhaupt Substanz aufgenommen, was ja auch ENGELMANNS Ansicht ist.

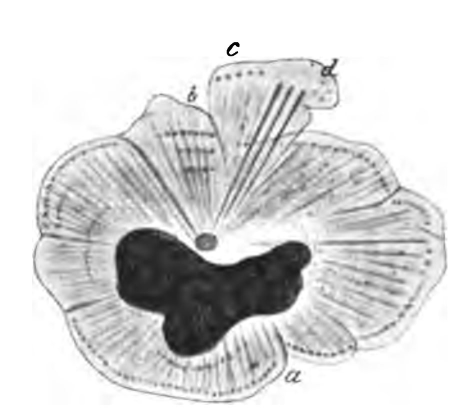


Fig. 15.
Leukocyt, nach Reincke. *a*, *b* kontrahierte Stellen, *c* und *d* amöboider Fortsatz. Dem Kern benachbart liegt das Centrosom, von welchem die strahlig geordneten Gerüstfäden ausgehen.

Vergleichen wir das Verhalten der isotropen Regionen bei der Verkürzung und Streckung mit dem der anisotropen, so scheint allerdings die neue Hypothese nicht verwendbar, da die isotrope Region gerade bei der Kontraktion schwärzbar und bei der Streckung hell

wird. Auf den ersten Blick hin macht es den Eindruck, als wenn die schwärzbare Substanz der anisotropen Region bei der Verkürzung in die isotropen Regionen überträte. MERKEL hat dementsprechend auch von der Verschiebung einer färbbaren „kinetischen“ Substanz in der quergestreiften Fibrille gesprochen. Aber nicht allein, daß man sich eine Substanzverschiebung in der Fibrille nur schwer vorstellen kann, es lehren auch die Befunde, daß das färberische Verhalten, von J' und von C nicht völlig wenn der anisotropen Substanz übereinstimmt (siehe vor allem die Abbildungen bei ROLLETT 1891). Die anisotropen und isotropen Regionen unterscheiden sich also nicht nur im physikalischen, sondern auch im chemischen Verhalten, und zwar sowohl im ruhenden, wie im aktiven Zustande. Dieser Differenz läßt sich ohne weiteres Rechnung tragen, wenn wir annehmen, daß die die Streckung bedingende Substanz in den isotropen Regionen von etwas anderer chemischer Beschaffenheit ist als die in der anisotropen Region und daß das gleiche für die Zerfallsprodukte gilt. Das wesentliche Moment der neuen Hypothese liegt aber nicht in der Annahme einer ganz bestimmten Substanz, sondern überhaupt in der Annahme beliebiger Substanzen, deren Einfügung in die Fibrille die Streckung derselben zur Folge hat. Die Befunde an den anisotropen Regionen dienen nur als Fingerzeig für die Auffindung einer Ursache; man darf sagen, daß hier die Verhältnisse für das Verständnis besonders günstig liegen, während sie sich in den isotropen Regionen nicht so leicht durchschauen lassen. Letzteres gilt ja auch für die glatten Muskelfibrillen, Myonemen, Wimpern und Plasmafäden, an denen insgesamt bis jetzt keine färberischen Differenzen des gestreckten und verkürzten Zustandes festgestellt wurden, wenngleich sie auch wahrscheinlich sind. Die besondere Schwierigkeit der Beurteilung der an den isotropen Regionen der quergestreiften Fibrillen gemachten Befunde dürfte aber durch folgende Beobachtungen vermindert werden.

Z und N verhalten sich offenbar nicht bloß optisch, sondern auch färberisch ähnlich wie Q. Bei Beginn der Kontraktion verlieren sie ihre Färbbarkeit; sowohl Z wie N sind zunächst nicht mehr nachweisbar, weshalb oben vom Z-Punkt geredet wurde (Z' ROLLETTS); N-Punkte sind nicht sicher zu unterscheiden, weil bis jetzt die Lage von N nur aus dessen Färbbarkeit und Anisotropie erweisbar war, die beide vergänglich (d. h. die letztere wohl nur schwächbar, wie ja auch die von Q) sind. Später tritt Z wieder hervor, und zwar bei einfacher gebauten Fibrillen ein-, bei komplizierter gebauten zweimal. Bei den Fibrillen ohne Nebenstreifen nur wenn C gebildet wird; bei den Fibrillen mit Nebenstreifen auch, wenn die erste schwärzbare Welle im Z-Punkt anlangt. Man kann hier von der

Bildung eines ersten schwachen Kontraktionsstreifens (Cn) reden. Der zweite oder Hauptkontraktionsstreifen ist diesem ersten, oder dem einzigen der einfacher gebauten Fibrillen, eigentlich nicht völlig vergleichbar; denn es zeigt sich vor allem deutlich bei ***Hydrophilus*** (Flügelfasern), daß die gegen den Z-Punkt hin sich bewegenden schwärzbaren Wellen den Z-Punkt gar nicht erreichen, so daß der Hauptkontraktionsstreifen nicht völlig einheitlich wird. Da wir, wie oben beschrieben wurde, nun bei der Streckung sehen, daß aus ihm in erster Linie N hervorgeht, so scheint es mir, als wenn der Hauptkontraktionsstreifen überhaupt einer vorwiegend in N verharrenden schwärzbaren Welle entspricht und daß die Einheitlichkeit des Hauptkontraktionsstreifens, die vor allem bei den Abdominal- und Extremitätenfasern der Insekten anscheinend vorliegt, sich aus der starken Verkürzung von E erklärt. Diese direkte Ableitung von Z und N von Kontraktionsstreifen legt aber die Vermutung nahe, daß die Kontraktionsstreifen überhaupt keinem Verkürzungszustande von Fibrillenteilen, sondern im Gegenteil einem Streckungszustande solcher entsprechen.

Diese Auffassung erscheint wohl zunächst sehr befremdlich, denn die Streckung von Fibrillenteilen bei der Kontraktion der ganzen Fibrille kann doch nur als ein die Kontraktion einschränkendes Moment betrachtet werden. Indessen würde es unleugbar die Raschheit begünstigen, mit welcher sich die einzelnen Verkürzungen folgen können, wenn während der Kontraktion bereits lokal die Streckung eingeleitet wäre. Besonders in Hinsicht auf rhythmische Kontraktion muß diesem Moment Bedeutung zugeschrieben werden, und es sind ja gerade die quergestreiften Fasern, denen ausschließlich die Fähigkeit rhythmischer Kontraktion zukommt, wenn diese sich auch nur in bestimmten Beispielen (z. B. Herzmuskeln, Flügelmuskeln der Insekten, Brustmuskeln der Vögel, subumbrellare Schirmmuskeln der Medusen) geltend macht. Wahrscheinlich hat die Querstreifung der Muskelfibrillen nur insoweit Bedeutung, als sie die Verkürzung der ganzen Fibrillen in eine Menge Einzelvorgänge auflöst, deren jeder sich komplizierter gestalten kann, als es bei der Verkürzung einer in toto gleichartigen Fibrille möglich ist. Bei solch letzteren und auch bei Plasmafäden ist die Ausgiebigkeit der Verkürzung das wesentliche Moment und es kann als sicher bezeichnet werden, daß die durchschnittliche Verkürzung der quergestreiften Fasern nicht das Maß erreicht wie z. B. die Verkürzung eines Hydratentakels oder eines fadenförmigen Pseudopodiums. Dagegen ist die Kontraktionsgeschwindigkeit eine weit größere und so sehen wir in beiderlei

Hinsicht die hier aus den färberischen Befunden abgeleitete Hypothese nicht in Widerspruch zum funktionellen Verhalten der Muskelfasern.

Wenn die hier angenommene Streckung beim Kontraktionsvorgang nur für Z und N gelten soll, so wird man fragen, wo dann J und E sich befinden, da ja die kontrahierte Fibrille nur aus den anisotropen Regionen und den Kontraktionsstreifen zu bestehen scheint. Aber dieser Mangel von J und E ist, wie ich aus meinen Befunden glaube ableiten zu dürfen, nur ein scheinbarer, da weder der Kontraktionsstreifen bei den mit N ausgestatteten Fibrillen ein völlig einheitlicher ist, noch es ganz sicher steht, daß C direkt an die anisotrope Region anstößt. Beide isotropen Abschnitte (J und E) sind vielleicht auch bei der stärksten Kontraktion in einem äußerst verkürzten Zustand, nicht geschwärzt, vorhanden; sie würden sich also nur bei Beginn der Kontraktion (Angleichung an die anisotrope Region, siehe unten) schwärzen, aber bei der eigentlichen Verkürzung ebenso ihre Färbbarkeit verlieren wie Q. Für diese Annahme spricht die Beobachtung, daß an Fibrillen mit Nebenstreifen sich von der isotropen Region zunächst E und erst nach Bildung des ersten Kontraktionsstreifens (Cn) auch J verkürzt. Die isotrope Region erfährt beim Wandern der schwärzbaren Wellen zunächst eine chemische Veränderung, die sie in gewisser Hinsicht der anisotropen Region verwandt macht. Was bei letzterer bereits bei der ontogenetischen Fibrillenentwicklung eintritt, vollzieht sich an den isotropen Regionen erst bei Beginn der Kontraktion, wobei jedoch nur eine teilweise Angleichung erzielt wird, da die Isotropie dauernd gewahrt bleibt. Die isotropen Regionen werden so für die nun unmittelbar folgende, enorm schnelle — weit schneller als an den Plasmafäden sich abspielende — Kontraktion vorbereitet.

Wie nun aber auch die so äußerst schwierig zu beurteilenden Verhältnisse an den isotropen Regionen liegen mögen: die Hypothese, daß Streckung und Verkürzung durch Auftreten und Zerfall einer bestimmten Substanz in der Fibrille bedingt sind, erscheint mir gut berechtigt, vor allem schon deshalb, weil sie die Funktion der Muskelfibrillen als einen Stoffwechselvorgang beurteilen läßt. Die Deutung des Kontraktionsvorganges in diesem Sinne hat schon HERMANN angeregt. Nach ihm zerfällt bei der Muskelverkürzung eine in der Muskelfaser gelegene Substanz, welche in erster Linie Kohlensäure und Milchsäure liefert. Beide Säuren werden bei der Kontraktion nachweislich gebildet. Durch Vergleich der Kontraktion mit der

Starre beim Absterben des Muskels kommt HERMANN aber ferner zu der Ansicht, daß auch eine stickstoffhaltige Substanz, das Myosin, bei der Kontraktion auftritt, das aber aus dem lebenden Muskel nicht ausgeschieden, sondern zum Neuaufbau der Ausgangssubstanz verwendet wird. Diese Ausgangssubstanz sei hier kurz als Myin bezeichnet.

Mit den HERMANNschen Anschauungen kann man sich nur teilweise einverstanden erklären. Zunächst ist die Herkunft der Kohlensäure und Milchsäure in Betracht zu ziehen. Beide müssen als Verbrennungsprodukte der im Muskel enthaltenen Nährstoffe aufgefaßt werden und stehen demnach zu den Vorgängen innerhalb der Fibrillen nur insoweit in Beziehung, als bei ihrer Bildung Energie frei wird, welche für die Streckung der Fibrillen nötig ist (siehe unten). Veratmet werden nachweislich die im Muskel enthaltenen Kohlenhydrate. Durch verschiedene Versuche (FICK & WISLICENUS, VOIT u. a.) wurde gezeigt, daß der Organismus zur angestrengten Muskelarbeit bei fast ausschließlichem Genuß stickstofffreier Nahrung befähigt ist; sein Stickstoffumsatz wird bei der Tätigkeit nicht gesteigert. Da nun bei hungernden, aber zu ununterbrochener Bewegung gezwungenen Tieren der Glykogengehalt der Muskeln, der normalerweise ein beträchtlicher ist, aufgebraucht wird, und Kohlensäure sowie Milchsäure aus Kohlenhydraten durch Gärung entstehen, ergab sich daraus die Veratmung des Glykogens ohne weiteres. Nach BIZIO geht das Molluskenglykogen leicht in Milchsäuregärung über; bei den Nematoden wird das Glykogen zu Kohlensäure und Valeriansäure veratmet (WEINLAND); bei der Milchsäuregärung entsteht Milchsäure aus dem Zucker der Milch, allerdings ohne Kohlensäureentwicklung.

Nach anderen Befunden (MINKOWSKI, GAGLIO) ist jedoch die aus den Muskeln ins Blut abgegebene Milchsäure ein Zerfallsprodukt des Eiweißes; zugleich wurde auch einwandfrei festgestellt (PFLÜGER) daß die stärkste andauernde Muskeltätigkeit auch bei reiner Eiweißnahrung sehr gut möglich ist. Der Widerspruch dieser verschiedenen Befunde löst sich leicht. Denn es ist bekannt, daß das Eiweiß unter den drei Arten von Nährstoffen (Eiweiß, Fett, Kohlenhydrate) die bevorzugte ist und die anderen bis zu einer gewissen Grenze vor dem Verbrauch schützt; daß aber auch Fette und Kohlenhydrate aus dem Eiweiß auf noch nicht näher erforschte Weise hervorgehen können. Somit erfolgt jedenfalls die Bildung der Milchsäure aus dem Eiweiß nicht direkt, sondern nach vorhergehender Abspaltung stickstoffreier Atomkomplexe aus diesen (siehe Weiteres im Kap. 7). Die Menge der Kohlenhydrate und Fette, welche

bei der Kontraktion zersetzt werden, hängt ausschließlich von der Menge des zugeführten Eiweißes ab. Während letzteres die „Urnahrung“ repräsentiert, sind beide ersteren nur als „Ersatznahrung“ zu bezeichnen (Pflüger). Man kann also die Kohlenhydrate, mögen sie nun vom Eiweiß stammen oder selbständige Nährstoffe repräsentieren, direkt als Energiequelle der Muskeln und die bei der Muskelarbeit auftretenden Mengen von Kohlensäure und Milchsäure, die ins Blut abgegeben werden, als Produkte der Vergärung von Kohlenhydraten auffassen. Zu dem Zerfall von Fibrillensubstanz (Myin) stehen sie nicht notwendigerweise in Beziehung.

Dagegen dürfte das bei der Totenstarre auftretende Myosin wohl auf den Zerfall des Myins zu beziehen sein. Die Totenstarre zeigt den Muskel im Kontraktionszustand; das Myosin kann also ohne weiteres, da eine Zersetzung der lebenden Substanz nicht so rasch eintritt, als nach außen getretenes Zerfallsprodukt des Myins betrachtet werden, da es auch aus dem Nahrungseiweiß nicht entsteht. Es scheint aus diesen, allerdings noch weiterer Prüfung bedürftigen Befunden hervorzugehen, daß das Myin ein Eiweißkörper ist, der in den Fibrillen zersetzt und regeneriert wird, ohne daß eine Abgabe von Stoffen nach außen oder eine Aufnahme solcher von außen notwendig wäre. Wenigstens liegen keine zwingenden Gründe zu solcher Annahme vor, wenn auch das Gegenteil nicht direkt erweisbar ist. Auch das Myosin ist ein Eiweißkörper; es handelt sich vielleicht bei Kontraktion und Streckung nur um die Überführung einer und derselben Substanz in eine andere Modifikation. Das Myin bildet feste Molekülaggregate, während das Myosin vermutlich in Lösung geht.

Im einzelnen ist noch mancherlei bezüglich der Myinhypothese auszuführen. Allein durch den Aufbau und Zerfall des Myins ist die Streckung und Verkürzung der kontraktilen Substanz ebensowenig erklärt, wie durch die Entquellung und Quellung von Inotagmen nach der Quellungshypothese. *Notwendige Voraussetzung für die Möglichkeit einer Kontraktion ist die dauernde Anwesenheit von Stoffteilchen, die in Längsreihen angeordnet sind und gegeneinander, in der Längsrichtung der Fibrillen, starke Attraktion entwickeln.* Uns interessieren an diesen Teilchen zunächst nur die in der Längsachse der Fibrillen gelegenen, einander opponierten *attraktiven Wirkungspunkte. Die Streckung der Fibrille ergibt sich nun aus der Einschiebung des Myins zwischen die Wirkungspunkte.* Zwischen je zwei Wirkungspunkte wird ein Myinmolekül-

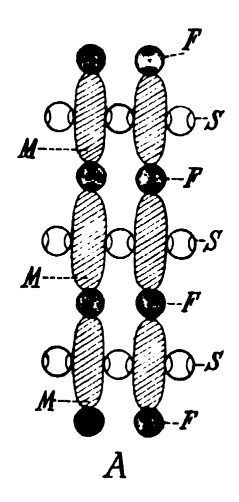
komplex (Myinkörper) zu liegen kommen. Diese Einschiebung kann nur als gewaltsame gedacht werden, wenn auch selbstverständlich vorausgesetzt werden muß, daß die Wirkungspunkte gleichfalls auf die Myinkörper eine starke, vielleicht die gleiche Attraktion wie aufeinander ausüben. Man könnte sich denken, daß ein Stoß zwei benachbarte Wirkungspunkte voneinander entfernt. Tritt dieser Stoß ein, während zugleich die Myinkörper gebildet werden, und erfolgt deren Bildung in unmittelbarer Nähe der Wirkungspunkte, so würden deren Attraktionskräfte die Myinkörper an sich reißen; diese würden sich also zwischen die Wirkungspunkte einkeilen und da sie selbst von fester Beschaffenheit sind, so wäre eine verlängerte Fibrille von fester Beschaffenheit gegeben. Wenn die Myinkörper aus später zu erörternder Ursache zerfallen, kommt wieder die Attraktion der Wirkungspunkte gegeneinander zur Geltung und bedingt ihre innige Annäherung, während die leicht verschiebbaren Zerfallsprodukte sich quer zur Fibrillenachse zwischen den Wirkungspunkten anordnen. Man könnte sich nun vorstellen, daß die Attraktionssphäre der Wirkungspunkte den von den Myinkörpern eingenommenen Raum übergreift, sich also nach dem Myinzerfall sofort äußern kann. Doch erscheint diese Vorstellung überflüssig, wenn man annimmt, daß jeder Myinkörper nicht momentan zerfällt, sondern sukzessiv abgebaut wird; dazu berechtigt aber wieder die Annahme, daß jeder Myinkörper einen Molekülkomplex repräsentiert. Je mehr dieser Komplex sich verkleinert, um so näher rücken sich die Wirkungspunkte, so daß sie selbst, wenn die Attraktionssphäre bei der Streckung der Fibrille überschritten worden wäre, früher oder später in diese gegenseitige Attraktionssphäre wieder eintreten müßten.

Woher stammt aber die Energie, welche die Attraktion der Wirkungspunkte momentan zu überwinden vermag und so die Einschiebung des Myins ermöglicht? Zwei Quellen sind in Betracht zu ziehen. Erstens ist zu berücksichtigen, daß die Spaltung des Myins ein exothermaler Vorgang ist, bei dem also Energie frei wird. Jedoch dürfte deren Quantität keine große sein und außerdem folgt die Streckung nicht immer unmittelbar auf die Kontraktion; auch bedarf es der Wärmezufuhr bei der Regeneration (Synthese) des Myins. Zweitens wird durch die bereits erwähnte Vergärung der im Myosark, d. h. in der nichtfibrillären plasmatischen Substanz der Muskelfasern, zu der auch die Interfibrillärsubstanz gehört, enthaltenen Kohlenhydrate, bei Bildung von Kohlensäure und Milchsäure, Wärme frei, und zwar in beträchtlicher Quantität, so daß sogar nach außen davon abgegeben wird. Die Verbrennung der Nährstoffe kann in unmittelbarer Umgebung der Fibrillen und zu beliebiger Zeit vor sich gehen; in ihr

haben wir also ohne Zweifel die eigentliche Energiequelle, deren die Fibrille zur Streckung bedarf, zu sehen. Wie die bei dem exothermalen Prozeß frei werdende Wärme zur Überwindung der Anziehung zwischen den Attraktionspunkten verwendet wird, darüber kann man sich allerdings zur Zeit keine bestimmte Vorstellung machen, weil wir das Wirken der Molekularkräfte nicht kennen. Indessen ist der Vorgang nicht ungewöhnlicher als die Lockerung im Verband zweier Komponenten einer beliebigen chemischen Verbindung durch Wärmewirkung, die eine bekannte Tatsache, wenn auch ihrem Wesen nach noch nicht erklärt ist. Die Attraktionskräfte, welche die attraktiven Punkte zusammenhalten, kann man sich als chemische Kräfte denken, die durch Wärmeschwingungen der in Betracht kommenden Atomgruppen, welche eben den Punkten die Attraktionskraft verleihen, momentan vermindert oder überwunden werden. Indessen ließen sich auch noch andere Vorstellungen verteidigen, worauf hier jedoch, da es sich nur um die Frage handelt, ob die in Hinsicht auf die Myinhypothese erforderlichen Hilfsvorstellungen haltbare sind, nicht eingegangen werden kann. Ich möchte aber im folgenden versuchen, ein abgerundetes detailliertes Bild von den Vorgängen in den Fibrillen zu entwerfen, da der Kontraktionsvorgang, der oben als Stoffwechselvorgang bezeichnet wurde, mit den typischen Stoffwechselprozessen, die in den folgenden Kapiteln zur Besprechung kommen, in Parallele gesetzt werden muß. Gewisse Annahmen können erst später ihre eigentliche Begründung erfahren.

Jene Substanzteilchen, an denen die Wirkungspunkte gelegen sind, fasse ich auf als letzte Elemente der lebenden Substanz, welche die Fibrille aufbaut, als lebende Bausteine der im zweiten Kapitel beschriebenen Fadenelemente die als spezifische Plasmakörner zu bezeichnen sind. Außer diesen Teilchen, deren wahrer Charakter erst im 5. Kapitel genauer bestimmt werden wird, enthalten die Fibrillen und Fäden noch andere, welche die Synthese (Regeneration) der Myinkörper vermitteln. Wie ich mir die Anordnung beider Arten von Teilchen vorstelle, zeigt die schematische Fig. 16. Beginnen wir mit der Kontraktion. Sie wird vermittelt durch den Zerfall der Myinkörper. Dieser Zerfall kann als hydrolytische Spaltung, bedingt durch fermentative Wirkung bestimmter Teilchen der lebenden Substanz in der Fibrille aufgefaßt werden. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß die Fermentation an die Teilchen, welche zugleich Träger der attraktiven Wirkungspunkte sind, geknüpft ist und sich hier lokal an bestimmten Punkten äußert. Man kann die innige Beziehung

des Myins zu den attraktiven Wirkungspunkten vergleichen mit der chemischen Bindung der Substrate an die Teilchen eines Ferments (siehe Kap. 5); zweifellos ist die innige Beziehung selbst durch chemische Affinität bedingt. Die attraktiven Wirkungspunkte wären als die haptophoren Gruppen und die spaltend wirkenden Punkte als die fermentativen Gruppen der betreffenden Teilchen, die selbst als fermentative zu bezeichnen sind, aufzufassen. Mit der Synthese des Myins müssen die anderen Teilchen betraut sein; denn es geht nicht an fermentative und synthetische Wirkung einerlei Teilchen der lebenden Substanz zuzuschreiben (siehe Kap. 5). Diese anderen, synthetischen Teilchen binden einerseits mit ihren haptophoren Gruppen (siehe Kap. 7) die Zerfallsprodukte des Myins (darunter das Myosin) an sich und bauen anderseits im geeigneten Moment durch Wirkung



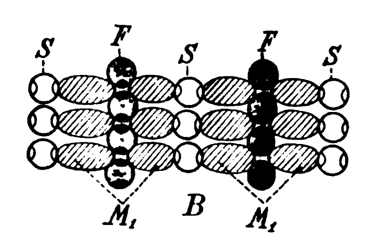


Fig 16.
Schemata des Fibrillenbaues und Kontraktionsvorganges. *A* gestreckter, *B* kontrahierter Zustand; in jeder Figur sind zwei Molekularfibrillen mit je vier fermentativen Teilchen (*F*) dargestellt. *S* synthetische Teilchen; an *F* und *S* sind die haptophoren Gruppen angedeutet. *M* Myinkörper, M_1 Spaltungsprodukt des Myins.

ihrer desophoren Gruppen neue Myinkörper auf, die von den fermentativen Teilchen bei Lockerung der Attraktion in der bereits geschilderten Weise an sich gerissen werden. Bei der Synthese des Myins wird jedenfalls Wärme gebunden, die, wie bereits erwähnt, von außen stammen dürfte. Den Anstoß zur Fermentation, wie auch zur Synthese, liefern Nervenreize.

Die hier vertretene Hypothese über die Muskelkontraktion kann als Stützpunkt für die Beurteilung anderer vitaler Vorgänge dienen, da sie die im vollsten Sinne vitale Deutung eines der wichtigsten vitalen Prozesse repräsentiert. Die Muskelfibrillen sind lebende Gebilde, denn sie setzen sich aus lebenden Teilchen, an denen sich Stoffwechselvorgänge abspielen, zusammen. Sie sind Kopien des Ge-

samtorganismus, dessen Vitalität sich ja darin äußert, daß er von außen Nährstoffe aufnimmt, diese in irgend einer Weise verwendet und Zerfallsprodukte abstößt. Die Ähnlichkeit geht sogar noch weiter. Eine so große Summe von Vorgängen sich auch am Organismus abspielt, seine lebende Substanz bleibt dabei bestehen. Das gleiche gilt nach der Myinhypothese auch für die Muskelfibrille. Die fermentativen und synthetischen Teilchen arbeiten und beweisen hierdurch ihre Vitalität; sie zerfallen aber nicht und werden nicht neu gebildet, was für den Arbeitsstoff, das Myin, gilt, sondern erhalten sich dauernd. Eine andere Art der Betätigung ist eigentlich auch nicht vorstellbar. Denn wenn die lebenden Teilchen der Fibrille selbst zerfielen, müßte auch die Fibrille zerfallen; eine Vorstellung, die zwar KASSOWITZ vertritt, die aber nicht dem tatsächlichen Befunde zu entnehmen ist.

Es wird später dargelegt werden, daß auch in Hinsicht auf die übrigen vitalen Vorgänge die Annahme eines fortwährenden Zerfalls und Aufbaus der lebenden Substanz zurückgewiesen werden muß, (Kap. 8). Die Arbeit der lebenden Teilchen in den kontraktilen Fibrillen besteht in der Synthese und Spaltung der Myinkörper; man frägt nun, wodurch wird diese Arbeit vermittelt? Antwort ist: durch einen Vorgang unbekannter Art, der sich in den Teilchen abspielt; wir wollen ihn ganz indifferent einen Erregungszustand nennen. Bekannt ist uns von ihm nur das eine, daß er durch Nervenreiz ausgelöst wird. Ein Nervenreiz löst die Myinsynthese in den verschiedenen synthetischen Teilchen, ein anderer Nervenreiz den Myinzerfall in den fermentativen Teilchen aus. Der Erregungszustand, in welchen die Teilchen dadurch versetzt werden, pflanzt sich auch in der Fibrille von einem Teilchen zum anderen — wahrscheinlich nur zu anderen von gleichartiger Beschaffenheit — fort. Die Arbeit der Teilchen wird also durch einen Anstoß von außen hervorgerufen. Auch diese Tatsache macht die Fibrille vergleichbar einem Organismus, der nur durch äußere Einflüsse zur Lebensäußerung angeregt wird. Somit erscheint die Fibrille selbst als Organismus und das gleiche gilt für jedes der fermentativen und synthetischen Teilchen, die deshalb als lebende zu bezeichnen sind.

Daß sich bei der Funktionsleistung der Fibrille deren wesentliche Substanz unverändert erhält, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß die anisotropen Regionen ihre Anisotropie bei der Kontraktion nicht einbüßen. Dieser Befund ist für das Verständnis der Lebensvorgänge von fundamentaler Bedeutung, wie wir sehen werden. Die Verminderung der Anisotropie bei der Kontraktion, auf die besonders VON EBNER hingewiesen hat, erklärt sich nach diesem Forscher leicht aus der minder dichten Anordnung der Substanzteilchen quer zur

Fibrillenlängsachse und steht im Einklang mit den Befunden an Bindegewebsfibrillen, die bei Verquellung, also bei Einfügung von Wassermolekülen, an Kraft der Doppelbrechung verlieren, ohne daß jedoch die doppelbrechenden Teilchen selbst sich irgendwie verändern. Die minder dichte Anordnung der festen Teilchen in der Muskelfibrille bei der Kontraktion quer zur Fibrillenachse wird bedingt durch die beschriebene Einfügung der Zerfallsprodukte des Myins. Daß nun die isotropen Regionen sich so wesentlich von den anisotropen unterscheiden, läßt nicht auf einen völlig abweichenden Modus des Kontraktionsvorganges in ihnen, sondern nur auf abweichende Beschaffenheit der lebenden Substanzteilchen und des Myins schließen. Die anisotropen Regionen sind also nicht allein in Hinsicht auf die Erkenntnis des Kontraktionsvorganges, sondern auch in Hinsicht auf das Verständnis der eigentlich vitalen Vorgänge, d. h. der Vorgänge an den lebenden Fibrillenteilen, besonders günstige Untersuchungsobjekte.

Damit die Muskelfibrillen ganz als Prototyp lebender Substanz aufgefaßt werden können, müssen sie auch Wachstumsvermögen besitzen. In der Tat ist das auch der Fall; jugendliche Fibrillen wachsen an den Enden in die Länge (GODLEWSKI) und auch die ausgebildeten wahren hier gewissermaßen embryonale Beschaffenheit, da sich die Enden isotrop verhalten (ENGELMANN). Daß sie auch an anderen Punkten wachstumsfähig sind, geht aus dem Regenerationsvermögen durchschnittener Muskelfasern hervor; wahrscheinlich kommt für die Regeneration überall die isotrope Substanz in Betracht, die vielleicht auch in den anisotropen Regionen nicht ganz fehlt. An allen Punkten wachstumsfähig sind auch die Plasmafäden und glatten Muskelfasern. Es müssen somit zwischen den fermentativen und synthetischen Teilchen noch andere enthalten sein, deren Tätigkeit die Bildung neuer Teilchen vermittelt (Assimilatoren, siehe Kap. 5 und 9). — Hinsichtlich des Myins ist noch zu bemerken, daß dieses seiner Beschaffenheit nach, ebenso wie die lebenden Teilchen selbst, in den verschiedenen kontraktilen Substanzen verschieden sein wird. Diese Differenzen können aber nur von untergeordneter Bedeutung sein und es ist deshalb auch bei den einfachen Plasmafäden von Myin zu reden; ein besonderer Name erscheint überflüssig.

Zum Schluß dieses Kapitels sei an den Schluß des letzten direkt wieder angeknüpft. Es sollte die Pseudopodienbildung aus der Funktion geformter Plasmafäden erklärt werden, um die theoretischen Einwände BÜTSCHLIS und RHUMBLERS gegen die Stereomtheorie zu

entkräften. Die Bildung von Pseudopodien wird ohne weiteres verständlich, wenn wir den Zustand höchster Fortsatzentwicklung als Streckungszustand der Plasmafäden auffassen. Wenn die Pigmentzelle (Fig. 17) oder ein Rhizopode der Fortsätze entbehrt, befinden sich alle Fäden im Verkürzungszustand; wird das Myin gebildet, so strecken sich die Fäden und aus ihrer charakteristischen Anordnung, von der allerdings bei den Rhizopoden bis jetzt nichts bekannt ist, ergibt sich notwendigerweise die Fortsatzbildung, da das Hyalom

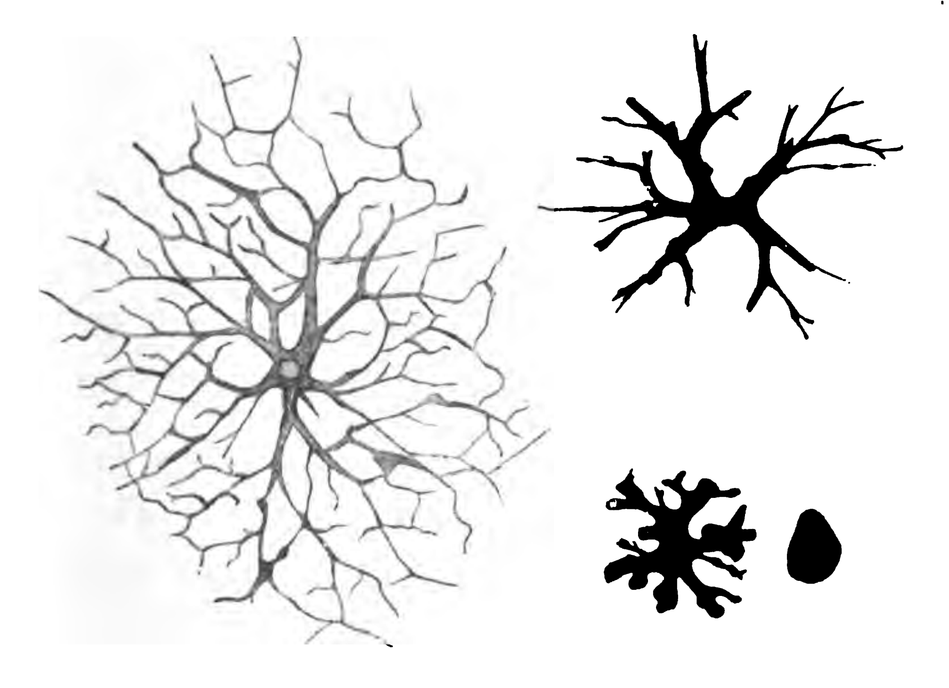


Fig. 17.
Pigmentzellen aus der Haut des Frosches, in verschiedenen Kontraktionszuständen. Der helle Fleck im centralen Zellkörper ist der Zellkern. Nach Verworn.

(Zwischensubstanz) die Lücken zwischen den sich mächtig verlängernden Fäden nicht ausfüllen kann, sondern auf einen dünnen Überzug an Fadenbündeln oder wohl auch einzelnen Fäden (feinste Pseudopodien) einschrumpft. Diese Erklärung der Pseudopodienbildung ist eine vollkommen befriedigende und es lassen sich ja auch Fäden sowohl in den ruhenden als auch in den veränderlichen Fortsätzen von Metazoenzellen nachweisen. Ohne Zweifel werden sie auch in den Pseudopodien sowie überhaupt im Plasma der Protozoen sich nachweisen lassen. Wo eine deutlich schaumige Struktur des Plasmas vorliegt, wie z. B. in den Haarzellen der Blütenknospen vom Kürbis,

hat man mit HEIDENHAIN die Fäden in den langgestreckten Schaumlamellen zu suchen. Die Lamellen selbst sind Ausfüllungen zwischen den Fäden und deren Brücken und können bald flüssigen, bald festen Charakters sein; für den ersteren Fall ist die Wanderung von Körnchen innerhalb der Lamellen ohne weiteres verständlich. An jenen Plasmastellen, wo lebhafte Strömungen nachweisbar sind, fehlen ent-

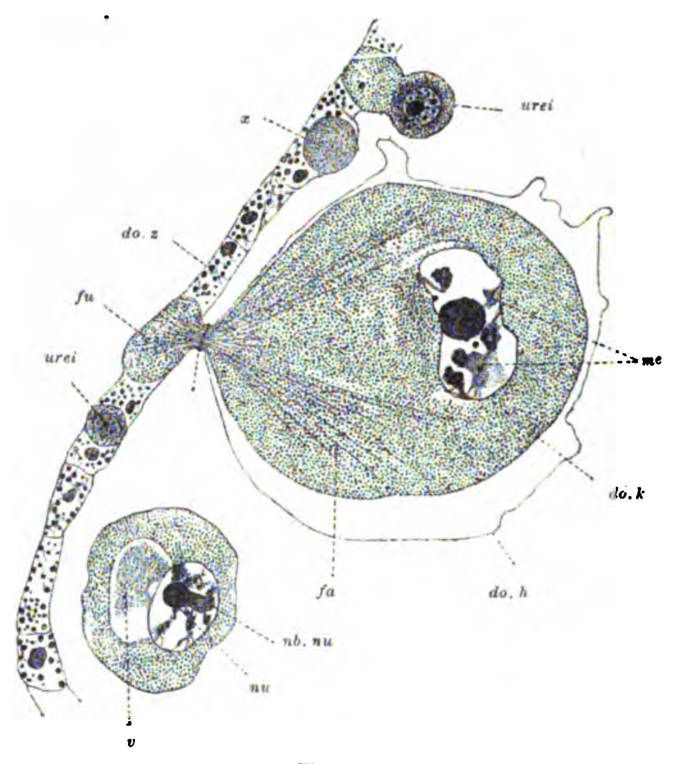


Fig. 18.
Anodonta mutabilis Anschnitt eines weiblichen Gonadenbläschens. *urei* Ureier, bei *x* seitlich getroffen, *do. z* Dotterzellen, *nu* Nucleolus, *nb. nu* Nebennucleolus, *me* flächenhaft angeschnittene Kernmembran, *do. k* Dotterkörner, *do. h* Dotterhaut, *v* Vacuole, *fu* Fuß einer großen Eizelle (Mutterei), *fa* Gerüstfäden. Nach K. C. Schneider.

weder Fäden ganz oder sie sind wohl nur spärlich angeordnet.*) Wenn keine festen Verbindungen zwischen ihnen vorliegen, ist nicht einzusehen, wie sie bei ihrer zarten Beschaffenheit den Strömungen Hindernisse bieten sollten. Das gleiche gilt in Hinsicht auf die ex-

*) Wobei ihre Anordnung doch eine konstante fixe sein muß. Die Annahme loser verschiebbarer Fäden ist mit der Bedeutung, die dem Gerüst in Hinsicht auf die Formbildung und Lokomotion der Zellen zukommt, unverträglich; das Plasma kann eben keine Nudelsuppe sein, wie RHUMBLER sich geschmackvoll ausdrückt.

perimentellen Befunde RHUMBLERS (1902), welcher in den Eiern von Fröschen u. a. Verlagerungen der Dotterkörner künstlich bewerkstelligte. Daraus auf den Mangel eines Gerüstes, das z. B. bei den Eiern von *Anodonta* (Fig. 18), solange sie noch festsitzen, ohne weiteres festgestellt werden kann, zu schließen, ist vollkommen unberechtigt. Eine andere Frage ist, ob das Gerüst durch seine Bewegungen Strömungen hervorzurufen vermag. Für viele Fälle dürfte das wohl anzunehmen sein; in anderen Fällen aber werden jedenfalls die Ströme durch chemische Wirkung lokalisierter Stoffe (Plasmakörner) bedingt sein und unabhängig vom Gerüst erfolgen. Künftige Untersuchungen werden über diese Fragen Aufschluß geben.

Literatur.

1893. **Apáthy, S.**, Über die Muskelfasern von *Ascaris*, in: Zeit. wiss. Mikr. Bd. 10.

1892. **Apáthy, S.**, Kontraktile und leitende Primitivfibrillen, in: Mitt. Z. Stat. Neapel. Bd. 10.

1902. **Bernstein, J.**, Die Kräfte der Bewegung in der lebenden Substanz. Braunschweig.

1881. **Bizio, J.**, Über das Verhalten des Glykogens bei wirbellosen Tieren, in: Untersuch. Naturlehre Moleschott. Bd. 13.

1858. **Brücke, E.**, Untersuchungen über den Bau der Muskelfasen mit Hilfe des polarisierten Lichtes, in: Denkschr. Math. Nat. Klasse Akad. Wien. Bd. 15.

1882. **Ebner, V. v.**, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig.

1873. **Engelmann, T. W.**, Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. I. und II. Arch. Phys. Pflüger. Bd. 7.

1875. **Engelmann, T. W.**, Kontraktilität und Doppelbrechung, ibid. Bd. 11.

1878. **Engelmann, T. W.**, Neue Untersuchungen über die mikroskopischen Vorgänge bei der Muskelkontraktion, ibid. Bd. 18.

1879. **Engelmann, T. W.**, Über Bau, Kontraktion und Innervation der quergestreiften Muskelfasern, in: Congr. internat. Méd. Amsterdam.

1879. **Engelmann, T. W.**, Flimmer- und Protoplasmabewegung, in: Hermanns Handb. Phys. Bd. 1.

1881. **Engelmann, T. W.**, Über den Bau der quergestreiften Substanz an den Enden der Muskelfasern, in Arch. Phys. Pflüger. Bd. 26.

1893. **Engelmann, T. W.**, Die Quelle der Muskelkraft, in: Onderz. Phys. Lab. Utrecht (4). Deel 2.

1881. **Fick, —**, Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung bei der Muskeltätigkeit, in: Internation. wiss. Bibliothek. Bd. 51.

1893. **Fick, —**, Einige Bemerkungen zu ENGELMANNS Abhandlung über den Ursprung der Muskelkraft, in: Archiv ges. Phys. Pflüger. Bd. 53.

1894. **Fick, —**, Noch einige Bemerkungen etc., ibidem. Bd. 54.

1865. **Fick, —, und Wislicenus, —**, Über die Entstehung der Muskelkraft, in: Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zürich. Bd. 10.

1886. **Gaglio, —**, Die Milchsäure des Blutes und ihre Ursprungsstätten, in: Arch. Anat. Phys. Phys. Abt.

1902. **Godlewski, E.**, Über die Entwicklung des quergestreiften Muskelgewebes, in: Verh. 5. Internat. Z. Kongr.

1902. **Godlewski, E.**, Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 60.

1898. **Heidenhain, M.**, Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen, in: Sitz. Ber. Phys. Med. Ges. Würzburg f. 1897.

1899. **Heidenhain, M.**, Struktur der kontraktilen Materie. 1. Struktur der quergestreiften Muskelsubstanz, in: Ergeb. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 8. 1898.

1901. **Heidenhain, M.**, idem. 2. Histologie des glatten Muskelgewebes und Struktur der glatten Muskelzellen, ibidem. Bd. 10. 1900.

1901. **Heidenhain, M.**, Über die Struktur des menschlichen Herzmuskels, in: Anat. Anz. Bd. 20.

1867. **Hermann, L.**, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, ausgehend vom Gaswechsel derselben. Berlin.

1879. **Hermann, L.**, Handbuch der Physiologie. 1. Bd., 1. Teil: Allgemeine Muskelphysik. Leipzig.

1900. **Maurer, F.**, Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und Phylogenie der Muskelfasern, in: Anat. Hefte. 2. Abt. Bd. 9.

1872 und 1873. **Merkel, F.**, Der quergestreifte Muskel. I. und II., in: Arch. mikr. Anat. Bd. 8 und 9.

1881. **Merkel, F.**, Über die Kontraktion der gestreiften Muskelfasern, ibid. Bd. 19.

1886. **Minkowski, —**, Über den Einfluß der Leberexstirpation auf den Stoffwechsel, in: Arch. exp. Path. Pharmakol. Bd. 21.

1891. **Pflüger, E.**, Die Quelle der Muskelkraft. Vorläufiger Abriß, in: Arch. ges. Phys. Pflüger. Bd. 50.

1892. **Pflüger, E.**, Über Fleisch- und Fettmästung, ibidem. Bd. 52.

1888. **Quincke, G.**, Über die physikalischen Eigenschaften dünner fester Lamellen, in: Ann. Phys. Wiedemann. Bd. 85.

1902. **Rhumbler, L.**, Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes, in: Zeit. allg. Phys. Bd. 1.

1857. **Rollett, A.**, Untersuchungen zur näheren Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskelfaser, in: Sitz. Ber. Akad. Wien. Bd. 24.

1885. **Rollett, A.**, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. I. und II., in: Denkschr. Math. Nat. Klasse Akad. Wien. Bd. 49 und 51.

1891. **Rollett, A.**, Über die Streifen N (Nebenscheiben), das Sarkoplasma und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern, in: Arch. Mikr. Anat. Bd. 37.

1892. **Rollett, A.**, Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern, in: Denkschr. Akad. Wien Math. Nat. Kl. Bd. 58.

1899. **Rosenthal, J.**, Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven, in: Internation. wiss. Bibliothek. Bd. 27.

1900. **Schenck, F.**, Über den Aggregatzustand der lebendigen Substanz, besonders des Muskels, in: Arch. Gesamte Phys. Bd. 81.

1902. **Schneider, K. C.**, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1901. **Schulz, O.**, Die Quelle der Muskelkraft, in: Festschrift Univ. Erlangen.

1901. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. Ein Grundriß der Lehre vom Leben. 3. Aufl. Jena.

1881. **Voit, C. v.**, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung, in: Hermanns Handbuch Phys. Bd. 6.

1901. **Weinland, E.**, Über den Glykogengehalt einiger parasitischer Würmer, in: Zeit. Biol. Bd. 41.

4. Kapitel.

Reduktion.

Im letzten Kapitel war die Funktion des Zellgerüsts und der davon ableitbaren Muskulatur einer genauen Analyse unterzogen worden und es ergab sich als Resultat, daß die Kontraktion einen Stoffwechselvorgang repräsentiert, der summarisch in Vergleich mit anderen Stoffwechselvorgängen gebracht wurde (Weiteres in Kap. 5 und 7). Wie schon bemerkt, ist ein Plasmafaden als eine Summe von Körnern aufzufassen, die durch Teilung auseinander hervorgehen, aber den Zusammenhang nicht aufgeben. Somit würde die Vermehrung der Linochondren niemals zur Vermehrung der Fadenzahl führen, wenn nicht in manchen Fällen doch der Zusammenhang der Körner lokal aufgegeben und demnach ein Faden sich der Quere nach teilen würde. Solche Teilung findet meinen Befunden gemäß (siehe meine Histologie) bei der Kernteilung statt, indem sowohl die Zugfäden als auch die Centralfäden der Spindeln Hälften ursprünglich einheitlicher Fäden repräsentieren. Die Verdoppelung der im Kern fixierten Fäden ist auch für die Vermehrung des Zellgerüsts von Bedeutung, worauf hier nicht eingegangen werden kann. In keinem einzigen Falle ist aber diese Fadenteilung mit voller Sicherheit festgestellt und noch viel weniger gilt das für die angenommene Vermehrung der Linochondren (Fadenelemente). Die Befunde am Zellgerüst sind also noch sehr unvollständige und die vitale Natur desselben wird erst über jeden Zweifel sichergestellt sein, wenn es gelingt, die Vermehrungsfrage entsprechend den hier gemachten Annahmen zu erledigen. Günstiger liegen die Verhältnisse hinsichtlich gewisser Elemente des Chondroms, auf das jetzt eingegangen werden soll. Hier läßt sich z. B. für die sogenannten Chromatophoren der Pflanzen, speziell die Chloroplasten, deren Vitalität im vollen Umfange erweisen.

A. Reduktion bei Lichtwirkung.

Die reduzierenden Farbkörner (Chromochondren) der Pflanzen, an deren Anwesenheit die Reduktion der Kohlensäure geknüpft ist, sind unter allen Körnerarten des Chondroms am besten erforscht. Es seien im folgenden speziell die Chlorophyllkörner

(Fig. 19) der Metaphyten und Algen berücksichtigt, die durch Gehalt an einem grünen Farbstoff (Chlorophyll) ausgezeichnet sind. Folgendes ist aus ihrem Leben bekannt. Sie treten auf als farblose kleine Körner (sogenannte Plastiden, WIESNER), die stets nur durch Teilung aus gleichbeschaffenen Elementen hervorgehen, wachsen zu beträchtlicher Größe heran und entwickeln in sich unter dem Einfluß des Lichts das Chlorophyll, das nach REINKE aus kleinen festen Substanzteilchen (Chlorophyllkörperchen) bestehen soll, nach anderen in flüssigem Zustand vorliegt. Auch die grüngefärbten Körner, deren Form eine mannigfaltige ist, vermögen sich noch zu teilen (Fig. 19 P), wenn auch die Vermehrung der Plastiden die Hauptrolle bei der Kornvermehrung spielen dürfte. Die chemische Beschaffenheit des



Fig. 19.
Chlorophyllkörner. *A* von Spirogyra, innerhalb der Zelle gelegen, mit Pyrenoiden und kleinen, in Umgebung der Pyrenoide gelegenen Stärkekörnern; nach Pfeffer. *B* Isolierte Körner in Teilung, nach Wiesner.

Chlorophylls ist nicht genauer bekannt; es ist dem Hämoglobin verwandt, aber eisenfrei. Zur Bildung desselben bedarf es jedoch außer des Lichts und einer gewissen Temperatur auch der Anwesenheit von Eisen; doch ist die letztere vielleicht nur insofern von Bedeutung, als ohne Eisen keine normale Entwicklung des Chlorophyllkorns statthat. Bei den Kotyledonen der Koniferen und den Wedeln der Farnkräuter bedarf es auch des Lichts nicht zur Chlorophyllbildung, wenn die Temperatur nur genügend hoch ist. Das Chlorophyll ist aufs innigste der lebenden Substanz eingefügt und funktioniert nur in der gleich zu schildernden charakteristischen Weise, wenn das Leben des Korns nicht gestört ist. Wird das Korn gelähmt oder abgetötet, so bleibt der Farbstoff wirkungslos; ebenfalls wenn er extrahiert, also von der lebenden Substanz getrennt wird. Er bildet demnach einen direkten Bestandteil der lebenden Substanz, der sich unter normalen Umständen dauernd unzersetzt erhält, dagegen bei andauernder Lichtentziehung allmählich wieder verschwindet und bei Überbelichtung sich zersetzt.

Die Anwesenheit des Chlorophylls ist für die Körner, denen es angehört, von großer Bedeutung. Denn es befähigt die Körner zur

Spaltung der in der Luft vorhandenen, mit dem Korn in Berührung tretenden Kohlensäure, deren Kohlenstoff bei der Synthese (siehe Kap. 7) der Nährstoffe, speziell des Zuckers, Verwendung findet, während zugleich der Sauerstoff nach außen abgegeben wird. Über die Art des Reduktionsvorganges hat man sich folgende Vorstellungen gebildet. Man schließt aus dem Absorptionsvermögen des Chlorophylls für das Licht, unter dessen Strahlen die roten, zwischen den FRAUENHOFERschen Linien B und C des Spektrums gelegenen die bevorzugten sind, daß die Energie dieser Lichtstrahlen direkt selbst, unter dem Einflusse des Chlorophylls die Kohlensäure spaltet. ENGELMANN wies mittelst seiner überaus präzisen Bakterienmethode nach, daß die Reduktionsarbeit der Farbkörner, die aus der Entwicklung freien Sauerstoffs berechnet werden kann, gleich ist dem absorbierten Quantum strahlender Energie. Er schloß daraus auf direkte Umwandlung der absorbierten Lichtenergie in chemische Energie, welch letztere zur Reduktion der Kohlensäure verbraucht wird. Diese Transformation würde durch das Chlorophyll, beziehungsweise durch die verwandten andersfarbigen Chromophylle der Algen und durch das Purpurin der Purpurbakterien vermittelt werden. Die Mitwirkung der lebenden Substanz der Farbkörner bei der Reduktion wird von ENGELMANN zwar nicht außer acht gelassen, aber rechnerisch nicht in Betracht gezogen.

In der Anschauung, daß es das Licht ist, welches die Kohlensäure reduziert, sind alle Autoren einig. REINKE (1901) sucht indessen auch der Tatsache, daß ohne die Beteiligung der lebenden Substanz eine Reduktion nicht statthat, Rechnung zu tragen, indem er annimmt, daß Kräfte der lebenden Substanz „vielleicht das molekulare Gefüge der Kohlensäure auf irgend eine Art so weit lockern, daß nunmehr erst die Energie des Lichts ihre Reduktionsarbeit zu vollbringen vermag". Auch über die Art dieser Kräfte spricht er sich aus. Er glaubt, daß durch die Anästhesierung Kräfte des Protoplasmas ausgeschaltet werden, „die den Nervenkräften der Tiere verglichen werden können". Es empfiehlt sich, zunächst nur von einem Erregungszustand der lebenden Substanz (über dessen Hervorrufung siehe unten) zu reden, ebenso wie im Kap. 3 die Rede davon war, daß durch Nervenreize Erregungszustände der lebenden Substanzteilchen in den Muskelfibrillen ausgelöst werden, durch welche die spezifische Funktionsleistung der Fibrillen zu stande kommt. Ein Vergleich dieser Erregungszustände mit „Nervenkräften" wird später (Kap. 11) gezogen werden. Denkt man nun dem Reduktionsvorgang in seinen Einzelheiten nach, so sind folgende Etappen desselben zu unterscheiden.

Zunächst muß, wie auch REINKE annimmt, eine Bindung der Kohlensäure an die lebende Substanz stattfinden. Denn

wenn wir uns vorstellen, daß die Kohlensäure direkt einen Bestandteil der lebenden Substanz ausmacht, erscheint ihre Spaltung gewissermaßen als eine Veränderung im Bau der lebenden Substanz selbst und wird dadurch bekannten chemischen Vorgängen vergleichbar. Man kann dann die lebende Substanz plus Kohlensäure der lichtempfindlichen Substanz einer photographischen Platte vergleichen, die durch das Licht zersetzt wird. Der Vergleich erscheint um so berechtigter, als die Lichtempfindlichkeit der photographischen Platte durch beigemischte Farbstoffe, auch durch Chlorophyll (Becquerel), gesteigert werden kann. Die lebende Substanz allein kann man jedoch nicht, wie Engelmann will (1883, pag. 20), mit der photographischen Platte vergleichen; denn nicht sie selbst wird zersetzt, sondern die angegliederte Kohlensäure. Von einer Zersetzung der lebenden Substanz ist gar nichts bekannt; auch das Chlorophyll bleibt völlig unverändert; erst bei zu intensiver Belichtung tritt eine Zersetzung ein. Die Spaltung der Kohlensäure kann man sich doch aber nur in molekularer Entfernung vollzogen denken. Da wir nun eine Lenkung der strahlenden Energie durch die lebende Substanz auf die Kohlensäure annehmen müssen, so erscheint es am plausibelsten, die wenn auch vielleicht lockere Zugehörigkeit der Kohlensäure zur lebenden Substanz selbst anzunehmen, um so mehr als auch bei den Fermentwirkungen (hydrolytischen Spaltungen) die Bindung der zu spaltenden Substanzen an die Fermente erweisbar ist.

Die zweite Etappe im Reduktionsvorgang ist die Absorption des Lichts und seine Transformation in eine zur Kohlensäurespaltung geeignete Energieäußerung, also vermutlich in Wärmeschwingung. Absorption und Transformation sind unmittelbar aneinander geknüpfte Vorgänge, die durch das Chlorophyll vermittelt werden. Man bezeichnet die Chromophylle gewöhnlich als Sensibilisatoren der lebenden Substanz und vergleicht sie (Engelmann) den Sehpigmenten (Sehpurpur, Sehgrün), welche in der Tat die lebende Substanz der Sehzellen für die Lichtstrahlen besonders empfänglich machen (Kap. 10). Diese Deutung des Chlorophylls muß aber als irrtümliche bezeichnet werden, da die Absorption und Transformation des Lichts nicht den ersten Anstoß zur Kohlensäurereduktion gibt, dieser vielmehr in der Bindung der Kohlensäure an die lebende Substanz zu suchen ist. Dem Lichte muß, wie ja auch Reinke betont, vorgearbeitet werden; auch spricht für die hier vertretene Auffassung die Möglichkeit einer Reduktion ohne Lichtwirkung (siehe unten). Wir können die Ausnützung der strahlenden Energie nur als eine mächtige Verstärkung des Erregungszustandes auffassen, die ihn zur Verrichtung einer Arbeitsleistung befähigt, der er sonst

nicht gewachsen wäre. Denn die Reduktion der Kohlensäure ist ein endothermaler Prozeß, erfordert also reiche Energiezufuhr. Nun werden wir zwar sehen, daß Fermente ohne Energiezufuhr chemische Prozesse vermitteln und es bestehen nach der hier vertretenen, später eingehend darzulegenden Anschauung auch die ungeformten Fermente aus lebenden Protoplasmasplittern, in denen Erregungszustände wirksam sind. Aber die Fermentationen sind exothermale Prozesse, also ohne Energieaufwand durchführbar.

Mit dem geäußerten Gedanken soll nicht ausgedrückt werden, daß der Erregungszustand aus Molekularbewegungen, gleich den Wärmeschwingungen, besteht und diese durch die Absorption der Lichtenergie direkt verstärkt werden. Wäre das der Fall, so müßte auch das Licht bei seiner Transformation allein im stande sein, die Kohlensäure zu spalten; indessen ist Chlorophyll allein bei Lichtwirkung dazu nicht befähigt. Ferner bliebe es bei solcher Annahme unverständlich, warum nicht die lebende Substanz des Chlorophyllkorns selbst bei der Energieabsorption zersetzt wird, was ja z. B. durch Temperaturerhöhung leicht zu erreichen ist. Vielmehr muß der Erregungszustand als ein Vorgang für sich betrachtet werden, mit dem nur gleichzeitig und unter seinem Einfluß die Wärmeschwingungen lokal sich äußern. Wir können sagen, daß jeder Erregungszustand eine Erschütterung von Gleichgewichtslagen der Atome, die zur Lockerung chemischer Verbände führt, selbst hervorzurufen vermag; jedoch nur Erschütterungen von geringer Intensität. Die Intensität wird durch die Absorption und Transformation des Lichts erhöht; es wird also der Wirkungseffekt des Erregungszustandes gesteigert. Der Zustand selbst bleibt seinem Wesen nach unverändert.

Diese Vorstellung stimmt mit der von Reinke ausgesprochenen überein, nach welcher die Lichtwirkung erst dann zur Geltung kommen kann, wenn die lebende Substanz ihr vorgearbeitet hat. Es erklärt sich derart auch die Sistierung der Reduktion, wenn das Chlorophyllkorn anästhesiert wurde; denn die nötige Vorarbeit entfällt dann eben. Durch die Ausbildung des Chlorophylls hat sich die lebende Substanz eine mächtige Hilfe geschaffen, welche die Lichtenergie zu ihren Diensten zwingt. Aus diesen Gedanken läßt sich folgende Vorstellung vom Bau der lebenden Substanz in den Chlorophyllkörnern ableiten. Im sich entwickelnden Korn erfahren gewisse Teilchen eine bestimmte Reife, die durch das Auftreten des Chlorophylls ebenso gekennzeichnet wird, wie z. B. die Reife der in den anisotropen Regionen der Muskelfibrillen vorhandenen lebenden Teilchen, die sich aus Teilchen der Plasmafäden entwickeln, durch ihre Doppeltbrechung. Wir können annehmen, daß jene Atomgruppen, welche, wie oben vorausgesetzt

wurde, die Kohlensäure an sich binden, sie also gewissermaßen selbst zum Bestandteil der lebenden Substanz machen, den chlorophyllführenden Teilchen aufs engste räumlich benachbart sind. Sie wären jenen haptophoren Atomgruppen der in den Muskelfibrillen gelegenen lebenden Teilchen vergleichbar, welche im einen Falle (fermentative Teilchen) das Myin, im anderen Falle (synthetische Teilchen) die Zerfallsprodukte an sich binden. Die chlorophyllführenden Gruppen würden einen Hilfsapparat vorstellen, der die Wirkung der lebenden Substanz auf die Kohlensäure unterstützt und deshalb als Hilfsgruppe (auxophore Gruppe) zu bezeichnen ist. Keinesfalls sind sie den fermentativen oder desophoren Gruppen der Fibrillenteilchen, also den eigentlichen Arbeitsgruppen vergleichbar; als solche ist vielmehr eine dritte Art von Atomgruppen in der lebenden Substanz der Chlorophyllkörner, natürlich auch in unmittelbarer Benachbarung zu den haptophoren Gruppen gelegen, aufzufassen. Diese besorgen die eigentliche Arbeit der Körner, die Lockerung des Atomverbands in den Kohlensäuremolekülen, und werden von den Hilfsgruppen nur in ihrer Tätigkeit unterstützt. — Näheres über diese differenten Gruppen siehe im Kap. 5, wo der Bau des Plasmas eingehender analysiert wird. Hier sei nur bemerkt, daß eine Hilfsgruppe auch den synthetischen Teilchen der Muskelfibrillen zuzuschreiben ist.

Die Spaltung der Kohlensäure repräsentiert die dritte Etappe im Reduktionsvorgang. Sie ist im einzelnen ebensowenig genau erforscht, wie die anderen Etappen. Man kann nur sagen, daß durch die Wirkung der Arbeits- und Hilfsgruppen die innige Verbindung des Kohlenstoffs und Sauerstoffs gelöst wird; wie das geschieht, bleibt unbekannt. Der Sauerstoff findet in der Pflanze unter gewöhnlichen Bedingungen, wie es scheint, gar keine Verwendung, sondern tritt in seiner Gesamtmenge nach außen hervor. Aus dieser bei der Belichtung der Chlorophyllkörner entwickelten Sauerstoffmenge läßt sich das Energiequantum berechnen, das bei der Kohlensäurereduktion verbraucht, d. h. aus kinetischer Energie in potentielle umgewandelt wird. Dies Energiequantum soll nach ENGELMANN genau dem absorbierten Quantum strahlender Energie, das nicht ganz ein Prozent der überhaupt bei der Belichtung wirkenden strahlenden Energie repräsentiert, entsprechen. Die nachweisbaren Differenzen sind nach ihm aus den Fehlerquellen der Untersuchungsmethode erklärbar.

Diese Angabe stimmt ausgezeichnet überein mit den hier vorgetragenen Vorstellungen über den Reduktionsvorgang. Ein Verbrauch von Lichtenergie zur Erzeugung des Erregungszustandes in der lebenden Substanz kann gar nicht vorausgesetzt werden, da der Erregungszustand durch die Bindung der Kohlensäure an die haptophoren

Gruppen ausgelöst wird; übrigens muß auch die hierzu verwendete Energie, die als chemische aufzufassen ist, bei der Reduktion der Kohlensäure wieder nach außen treten, sie würde also der Lichtenergie zuzurechnen sein, kann aber nur ein sehr geringes Maß erreichen. — Über die Verwendung des Kohlenstoffs siehe Genaueres im Kap. 7. Hier ist nur zu betonen, daß der Kohlenstoff nicht an den haptophoren Gruppen haften bleibt, sondern gleich dem Sauerstoff abgestoßen wird, doch im Korn weitere Verwendung findet.

Mit der Spaltung der Kohlensäuremoleküle ist ohne Zweifel die Arbeit der chlorophyllhaltigen Teilchen der Farbkörner abgeschlossen. Die darauf folgende Synthese des Zuckers oder gar der Stärke mit der Lichtwirkung zu verbinden und daher von einer „Photosynthese“ der Stärke zu reden (Pfeffer) erscheint durchaus unhaltbar, da die Wirkung des Lichts immer eine zersetzende ist. Wir müssen die Reduktion der Kohlensäure als eine durch Lichtwirkung verstärkte Fermentation ansehen (siehe nächstes Kapitel) und Fermentationen, d. h. Spaltungen chemischer Stoffe, sind die ausschließliche Arbeit bestimmter Plasmateilchen, die sich sehr wohl den chlorophyllhaltigen Teilchen vergleichen lassen, die aber niemals Synthesen vermitteln. Die Synthese des Zuckers und der Stärke aus dem bei der CO_2-Reduktion frei werdenden Kohlenstoff und aus Wasser ist jedenfalls die Arbeit anderer lebender synthetischer Teilchen im Chlorophyllkorn, ebenso wie der Kontraktionsvorgang als Funktion von fermentativen und synthetischen Teilchen aufgefaßt werden mußte.

Es wurde bereits eingangs erwähnt, daß die Chlorophyllkörner sich auch vermehren. Daraus ist auf die Anwesenheit assimilierender Teilchen zu schließen, deren Vermehrung das Wachstum und indirekt auch die Teilung der Körner bedingt. Außerdem werden wir sehen, daß in Hinsicht auf die synthetischen Prozesse scharf zwischen der nutritorischen Synthese des Zuckers und der Speichersynthese der Stärke zu unterscheiden ist. Und ebenso sind doppelte fermentative Vorgänge zu unterscheiden. Neben der Reduktion der Kohlensäure findet auch eine Spaltung der im Korn gebildeten Stärke, die einen Reservenährstoff darstellt, statt; das Korn entwickelt zu diesem Zwecke Diastase, ein Ferment. So ist die Fülle der in den reduzierenden Farbkörnern sich abspielenden vitalen Vorgänge eine geradezu überraschende, die noch mehr gesteigert erscheint, wenn wir berücksichtigen, daß die Körner auch die Fähigkeit der Formveränderung besitzen. Mit dieser reichen Differenzierung steht die beträchtliche Größe, welche die Farbkörner erreichen, im Einklang. Sie sind vermutlich Summen differenter Körner, die sich aber aus Kornindividuen entwickeln.

Die hier vorgetragene Auffassung des Reduktionsvorganges als einer eigenartigen Fermentation wird durch die Befunde FRIEDELS, welche allerdings wohl der Nachprüfung bedürfen, wesentlich gestützt. FRIEDEL bestätigte zuerst die bekannte Tatsache, daß extrahiertes Chlorophyll allein die Kohlensäure nicht zu reduzieren vermag. Vermischt man es jedoch mit einem künstlich hergestellten Preßsaft der chlorophyllhaltigen Zellen, so tritt Entwicklung von Sauerstoff ein und wird Kohlensäure verbraucht. FRIEDEL vergleicht den Preßsaft mit dem von BUCHNER aus Hefezellen hergestellten Preßsaft, welcher durch seinen Gehalt an Zymase, einem Enzym, im stande ist, den Zucker zu vergären und glaubt dementsprechend auch in den Chlorophyllkörnern ein Ferment wirksam, das, im Verein mit dem Chlorophyll, die Kohlensäure spaltet. Dies Ferment würde den oben geschilderten lebenden Substanzteilchen der Chlorophyllkörner entsprechen, von denen die Hilfsgruppe, welche das Chlorophyll repräsentiert, abgetrennt wurde. Normalerweise sind diese fermentativen Teilchen nur innerhalb der Körner nachweisbar, stehen also in innigen Lagebeziehungen zur übrigen lebenden Substanz. Künstlich aber, durch Zertrümmerung der Körner, können sie gleich den Fermenten isoliert werden, ohne dabei ihre Wirksamkeit zu verlieren. Weiteres über diese äußerst wichtigen Verhältnisse siehe bei den Fermenten.

B. Reduktion ohne Lichtwirkung.

In diesem Kapitel sind noch einige Vorgänge zu besprechen, die sich eng an die Kohlensäurereduktion durch Lichtwirkung anschließen. In erster Linie kommt die Kohlensäurereduktion der Nitrobakterien (HÜPPE, WINOGRADSKY) in Betracht, die ohne Mitwirkung des Lichts sich abspielt. Die Nitrobakterien kommen in der Erde vor und oxydieren hier stickstoffhaltige Verbindungen, zum Teil den Ammoniak zu salpetriger Säure (Nitritbakterien), zum Teil die salpetrige Säure zu Salpetersäure (Nitratbakterien). Durch diese Oxydationen sind sie für die Ernährung der höheren Pflanzen von der größten Bedeutung, da letztere vorwiegend salpetersaure Salze für den Aufbau der Eiweißkörper (Proteïnsubstanzen) verwenden (Kap. 7). Die Nitrobakterien reduzieren gleich den farbigen Pflanzen die Kohlensäure, um ihren Bedarf an Kohlenstoff zu befriedigen. Sie verwenden aber als Energiequelle für die Abspaltung des Sauerstoffs vom Kohlenstoff nicht das Licht, sondern die thermische Energie, welche bei den genannten Oxydationsvorgängen entbunden wird. Sie absorbieren die frei werdende Wärme, ebenso wie die Farbkörner das Licht absorbieren und verfügen über sie, jedenfalls auch durch Ver-

mittlung bestimmter Atomgruppen, die hierfür besonders günstig struiert sein dürften. Wie sich im einzelnen die bemerkenswerten Vorgänge abspielen, entzieht sich vollständig der Beurteilung. Jedenfalls ist es aber in Hinsicht auf die Kohlensäurereduktion belanglos, ob die Wärmeschwingungen, welche zur Ablösung des Sauerstoffs vom Kohlenstoff führen, sich direkt von absorbierten Wärmeschwingungen ableiten oder durch Transformation optischer Energie hervorgerufen werden. Die betreffenden vermittelnden Gruppen sind auch hier als Hilfsgruppen zu bezeichnen.

Reduktionsvorgänge, deren Betriebsenergie durch Oxydation gewonnen wird, sind bei den Pflanzen sehr verbreitet, kommen aber auch den Tieren zu. Es gehören hierhin z. B. die Reduktionen der Salpeter- und Schwefelsäure, die gleich denen der Kohlensäure nur in Pflanzen nachgewiesen sind. Wie die lebende Substanz die Kohlensäure nicht direkt zum Aufbau von organischen Kohlenstoffverbindungen verwenden kann, sondern vorher den Sauerstoff abspalten muß, so gilt dasselbe auch für die Salpeter- und Schwefelsäure, auf welche sie in Hinsicht auf den Gewinn von Stickstoff und Schwefel für die Eiweißbildung in der Hauptsache angewiesen ist (siehe Weiteres im Kap. 7). Von Reduktionen, die sich in Tieren abspielen, sei die Reduktion der Kohlenhydrate zu Fetten erwähnt. Die genannten endothermalen Prozesse, neben denen sich noch eine Menge anderer anführen ließen, sind nur möglich, wenn Energie zur Verfügung steht, und in allen Fällen, außer bei der Reduktion der Kohlensäure mittelst des Chlorophylls, ist es thermische Energie, die durch Oxydationen gewonnen wurde.

Literatur.

1882 und 1883. **Engelmann, T. W.**, Farbe und Assimilation, in: Bot. Zeitung, Jahrg. 40 und 41.

1884. **Engelmann, T. W.**, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichts und Assimilation in Pflanzenzellen, in: Bot. Zeitung, Jahrg. 42.

1888. **Engelmann, T. W.**, Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht, in: Bot. Zeitung, Jahrg. 46.

1901. **Friedel, J.**, L'assimilation chlorophylienne réalisée en dehors de l'organisme vivant, in: Compt. Rend. T. 1.

1887. **Hüppe, —**, in: Biol. Centralbl. Bd. 7.

1897. **Pfeffer, W.**, Pflanzenphysiologie. 1. Bd. Stoffwechsel.

1883 und 1884. **Reinke, J.**, Untersuchungen über die Einwirkung des Lichts auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen, in: Bot. Zeitung, Jahrg. 41 und 42.

1886. **Reinke, J.**, Photometrische Untersuchungen über die Absorption des Lichts in den Assimilationsorganen, in: Bot. Zeitung, Jahrg. 44.

1901. **Reinke, J.**, Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.

1892. **Wiesner, J.**, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.

1898. **Wiesner, J**, Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1. Band der Elemente der wissenschaftlichen Botanik. Wien.

1890. **Winogradsky**, —, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, in: Annal. Institut Pasteur. Bd. 4 und 5.

1892. **Winogradsky**, —, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, in: Arch. Sc. Biol. St. Pétersbourg. Bd. 1.

1896. **Winogradsky**, —, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, in: Centralbl. Bakteriologie, II. Abt. Bd. 2.

---

5. Kapitel.

Fermentation.

Alle Spaltungen, die sich in den Organismen oder in Abhängigkeit von solchen abspielen, kommen durch Fermentwirkung zu stande. Die Fermentation setzt entweder die Berührung lebender Zellen (sogenannte geformte Fermente) oder von Extraktivstoffen derselben (lösliche oder ungeformte Fermente, von KÜHNE Enzyme genannt) mit den zu spaltenden Stoffen, den Substraten voraus. Die Umgrenzung des Begriffs: Fermentation, ist noch eine umstrittene. Es seien zunächst die typischen Fermentationen betrachtet, durch welche chemische Stoffe sehr verschiedener Art in Nährstoffe, d. h. in Stoffe, welche der Organismus zu Synthesen verwenden kann, umgewandelt werden. Drei Hauptgruppen von Fermenten (OPPENHEIMER) sind da vor allem zu unterscheiden. Solche, die Eiweißstoffe (proteolytische), solche, die Kohlenhydrate (saccharifizierende und glukosidspaltende) und solche, die Fette (lipolytische Fermente) spalten. Alle drei Arten kommen sowohl bei Tieren wie bei Pflanzen vor; es seien die wichtigsten angeführt. Eiweißspaltende Fermente der Tiere sind das Pepsin, Trypsin und Labferment; bei den Pflanzen das Papaïn, die proteolytischen Fermente der fleischfressenden Pflanzen, sowie der Pilze und die pflanzlichen Labfermente. Von den sacharifizierenden Fermenten ist besonders wichtig die Diastase (oder Amylase), welche Stärke in Maltose und Dextrine zerlegt. Sie kommt sowohl in Pflanzen wie in Tieren vor; in den letzteren im Speichel (Ptyalin), im Pankreas und in der Leber, wo sie das der Stärke entsprechende Glykogen spaltet. Andere hierhergehörige Fermente sind die Cellulase (spaltet Cellulose), die Maltase (spaltet Maltose) und Invertase (spaltet Rohrzucker); beide letzteren kommen in Pflanzen und Tieren, erstere nur in Pflanzen vor. Die glukosidspaltenden Fermente (vor allem Emulsin und Myrosin) sind auf die Pflanzen beschränkt. Fettspaltende Fermente (Steapsine oder Lipasen) sind in Tieren vorwiegend pankreatischen Ursprungs; sie fehlen auch den Pflanzen nicht, da Fette als Reservestoffe in den Samen vorkommen. Eine der interessantesten und wichtigsten Bildungsstätten von Fermenten ist das Pankreas, da es Fermente aller rei Gruppen aus einerlei Zellen (Pankreaszellen) liefert.

A. Fermentbildung.

Alle die hier angeführten Fermente sind lösliche, werden also auch als Enzyme bezeichnet. Aus Gründen, die später zur Besprechung kommen, wird hier der Ausdruck Enzym vermieden. Es empfiehlt sich zunächst über die Entstehung der Fermente nachzuforschen, da hieraus auf ihre Natur geschlossen werden kann. Besonders günstig ist die Bildung der Pankreasfermente festzustellen. Sie entstehen, wie alle Fermente, nach Art eines serösen Sekretes in den Pankreaszellen. (Fig. 20.) Als erste Anlage (siehe meine Histologie) ist ein zarter Überzug der Gerüstfäden des basalen Plasmabezirks anzusehen,

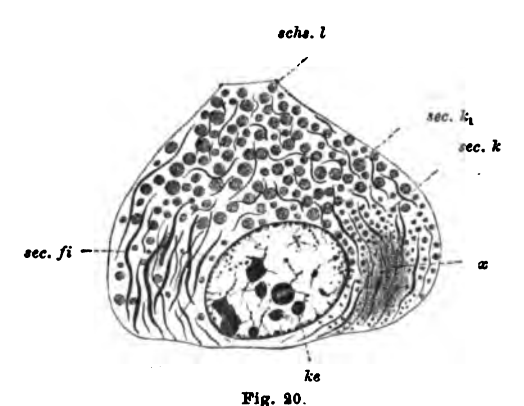


Fig. 20.

Salamandra maculosa, Larve, Pankreaszelle. *sec. fi* **Sekretfibrille,** *x* **Bildungsherd der Sekretkörner (*sec. k*),** *sec.* k_1 **Profermentkörner,** *ke* **Kern,** *schs. l* **Schlußleiste. Nach K. C. Schneider.**

der sich mit basischen Farbstoffen leicht und intensiv färbt und den Fäden den Charakter sogenannter Basalfilamente oder Sekretfibrillen verleiht. Der anscheinend homogene Überzug löst sich von den Fäden ab und zerfällt in feine Körnchen, die unter Veränderung ihres färberischen Verhaltens, indem sie Acidophilie entwickeln, an Größe zunehmen und den distalen Abschnitt der Zelle dicht erfüllen. Man bezeichnet diese Körner als Zymogen (R. Heidenhain) oder auch als Proferment; hier soll der letztere Ausdruck Anwendung finden (siehe unten). Er gilt nicht nur für die Pankreasfermente, sondern allgemein für die körnigen intracellulären Vorstufen der flüssigen, aus den Zellen entleerten Fermente. Aus dem Proferment entwickelt sich, bei schwach saurer Beschaffenheit des Darminhalts, das gemeinsame Pankreasferment, das übrigens, um wirksam zu sein, noch einer, entsprechend den einzelnen Komponenten verschiedenen Aktivierung bedarf (siehe später). Die Reifung der Profermentkörner ist also mit ihrer Verflüssigung verbunden. Hierbei kann von einer Absonderung

des flüssigen Ferments aus den Körnern nicht die Rede sein; vielmehr werden letztere in toto unter Aufgabe des molekularen Zusammenhalts zum Ferment, das also aus selbständig gewordenen, flüssigen Teilchen der Körner besteht. Diese Körner selbst darf man nicht als tote Abscheidungsprodukte bezeichnen; in Rücksicht auf die außerordentlich komplizierte Entwicklung, welche sie durchmachen, können sie vielmehr nur als lebende Elemente aufgefaßt werden. Sie zeigen Reifungsvorgänge vergleichbar jenen an den Plasmafäden bei der Muskelbildung und an den Chlorophyllkörnern beim Ergrünen; wie die Linochondren als lebende Substanz zu deuten sind, obgleich eine Vermehrung durch Teilung nur wahrscheinlich ist, doch nicht sicher nachgewiesen wurde, ebenso müssen auch die Sekretkörner für lebend gelten und es steht zu erwarten, daß, wie bei den Chlorophyllkörnern, mit verbesserten Methoden eine Fortpflanzung durch Teilung erwiesen werden wird. Dafür spricht bereits jetzt, daß die Bildung des Sekretes lokalisiert in den Zellen sich vollzieht. Die Körner treten nur im Anschluß an die Fäden, und zwar vorwiegend — in anderen Fällen wohl ausschließlich — im basalen Zellbereich, auf. Am schärfsten ist das Lokalisationsprinzip, das auf Vermehrungsherde der Plastiden*) im Sark schließen läßt, bei den Nesselzellen ausgeprägt, auf deren Sekretentwicklung daher und auch aus einem anderen Grund noch näher eingegangen werden soll.

In den jungen Nesselzellen (Fig. 21) der Cnidarier (siehe meine Histologie) tritt das Nesselorgan, die Cnide, als winziger färbbarer Punkt neben dem Kern im zuerst unscheinbaren Zellleib auf. In dem rasch sich vergrößernden Organ sind zu unterscheiden der Sekretstrang, die Skleraanlage, die Propria (innere Kapselwand) und die Skleraschicht, die zur äußeren Kapselwand (Sklera) später erstarrt. Hier interessiert uns nur der Sekretstrang, der zunächst kompakt ist, wenngleich er auch von Anfang an feinkörnige Struktur erkennen läßt, der aber bald sich in eine gleichmäßige Körnelung auflöst. Die feinen Körner sind die Sekretkörner der Nesselzellen, die selbst als eigenartige Sekretzellen gedeutet werden müssen (v. Lendenfeld). Bemerkenswert ist nun, daß die Bildung des Sekretstranges immer von ein und demselben Punkt des Sarks ausgeht, der seine Lage nicht wechselt, was um so auffälliger ist, als die Nesselkapsel ihre Form und Größe verändert und der lange Nesselschlauch sich in zahlreichen Windungen aufrollt. Der Bildungsherd liegt außerhalb des Nesselorgans, an dessen Mündung und dem Kern benachbart; seine genauere

*) Als Plastiden sind die Jugendstadien aller Körner, die noch nicht spezifisch funktionieren, sondern sich ausschließlich vermehren, zu bezeichnen (Wiesner).

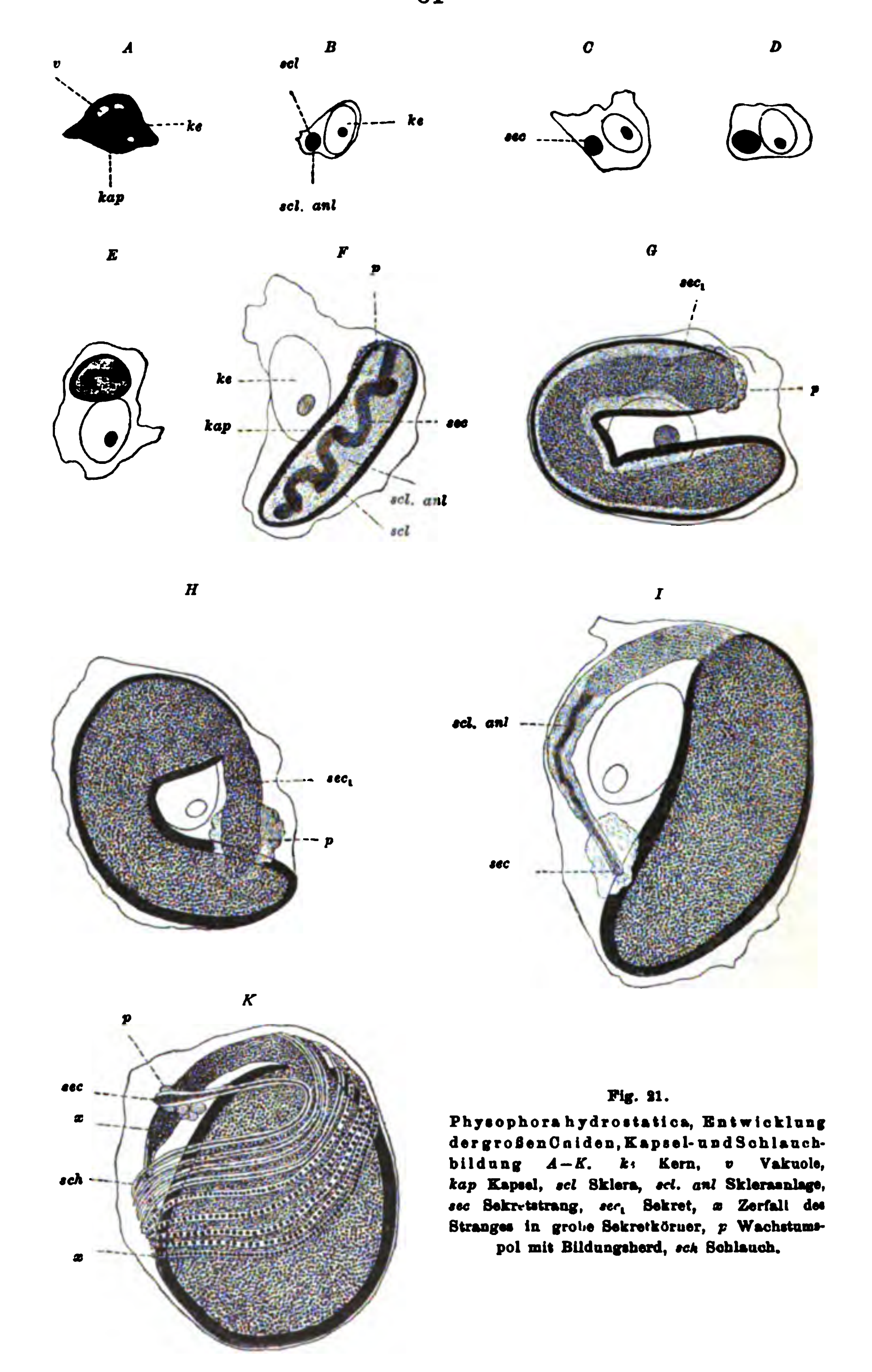


Fig. 21.

Physophora hydrostatica, Entwicklung der großen Cniden, Kapsel- und Schlauchbildung *A–K*. *k*: Kern, *v* Vakuole, *kap* Kapsel, *scl* Sklera, *scl. anl* Skleraanlage, *sec* Sekretstrang, sec_1 Sekret, *x* Zerfall des Stranges in grobe Sekretkörner, *p* Wachstumspol mit Bildungsherd, *sch* Schlauch.

Beschaffenheit war nicht zu ermitteln. Das Sekret macht innerhalb der Kapsel mannigfache Veränderungen durch, die als Reifung zu bezeichnen sind. Das völlig reife Sekret ist eminent quellbar. Diese Quellbarkeit bedingt die blitzschnelle Entleerung der Kapsel, aus welcher zugleich der Nesselschlauch, unter völliger Umstülpung, nach außen vorgetrieben wird.

Wie sich für das Nesselsekret die Möglichkeit der Verquellung ergibt, ist noch nicht völlig klargelegt. Man nahm bis jetzt an, daß

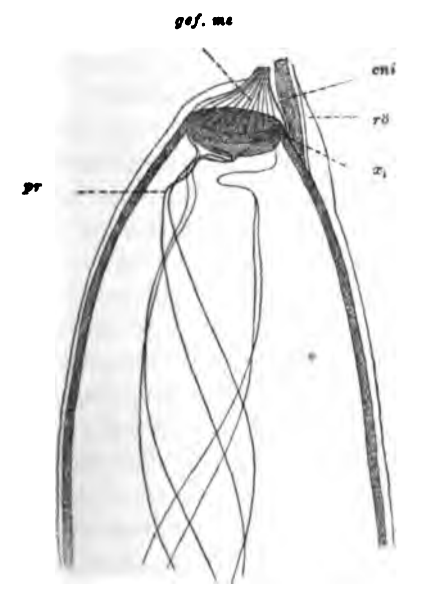


Fig. 22 *A*.
Agalmopsis elegans, Vorderende einer reifen Nesselzelle. *cni* Cnidocil, *gef. me* gefältelte Membran, x_1 Anwachsstelle derselben am Kapselmund, *pr* Schlauchwand. Nach K. C. Schneider.

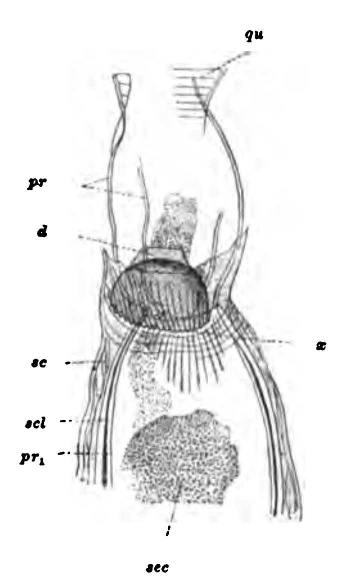


Fig 22 *B*.
Athorybia rosacea, entladene Cniden. *qu* quere Falten an den Spiralstreifen (*pr*) des ausgestülpten Schlauches, *d* Deckel, *x* Sprenglinie der gefältelten Membran, *sec* Sekret, *scl* Sklera, pr_1 Kapselpropria, *sc* Sark.

das Sekret in der fertigen Kapsel ganz vom Wasser isoliert sei und daß es eines äußeren Einflusses bedürfe, damit der Kapseldeckel ausgestoßen und derart dem Wasser der Zutritt zum Sekret ermöglicht werde. Doch gelang es nicht, einwandfrei eine Ursache für die Lockerung des Deckels im Kapselmund festzustellen. Zugleich ergaben Vitalfärbungen (Prowazek) das überraschende Resultat, daß Neutralrotlösungen auch in die völlig reife, intakte und entladungsfähige Kapsel einzudringen und das Sekret intra vitam rot zu färben vermögen. Es geht daraus mit voller Sicherheit hervor, daß das in der

ausgebildeten Kapsel befindliche Sekret noch nicht völlig ausgereift, noch nicht verquellbar ist; daß es vielmehr dazu noch eines Anstoßes bedarf, der ohne Zweifel durch einen Reiz ausgeübt wird. Cniden entladen sich nur, wenn sie im Zellleib eingeschlossen sind und dieser noch ein reizempfängliches Cnidocil (Sinneshaar, Fig. 22 *A*) besitzt. Wir haben uns daher vorzustellen, daß sich ein vom Cnidocil perzipierter Reiz auf die Cnide fortpflanzt und in den Sekretkörnern letzte Veränderungen anregt, die zur äußerst energischen Imbibition mit Wasser unter Zerfall, also unter Verflüssigung der Körner führen.

Daß die Sekretkörner nicht ohne weiteres verquellen, geht auch daraus hervor, daß man häufig halb entladene Cniden findet (Fig. 22 *B*), in denen mehr oder weniger ansehnliche Reste des Sekrets noch vorhanden sind. Bewirkte allein der Zutritt des Wassers die Verquellung, so wären derartige Bilder unverständlich, da ja an Quellwasser kein Mangel ist, sobald der Cnidendeckel abgesprengt wurde. Vor allem wird bei Annahme eines Reizes als Ursache der letzten Reifung verständlich, warum die Entdeckung kontraktiler Apparate, denen entweder die Komprimierung der Kapsel oder wenigstens die Ausstoßung des Deckels zugeschrieben werden könnte, durchaus nicht gelingen wollte. Auch die gefältelten Membranen (Fig. 22) der Entladungskappen, die nach GRENACHER und mir im letzteren Sinne wirken sollten, sind jedenfalls nur Struktureigenheiten ohne besondere funktionelle Bedeutung. Die Entladung ist einfach durch die Verquellung des Sekretes bedingt. Wasser hat, wenn auch in geringer Menge, immer in die geschlossene Kapsel Zutritt. Wird das Sekret quellfähig, d. h. wird das Proferment in das reife Ferment verwandelt, so bewirkt die bereits in der Kapsel vorhandene minimale Wassermenge zunächst eine geringe Volumvergrößerung, die zur Ausstoßung des Deckels führt. Nun kann Wasser in beliebiger Quantität eindringen und es verquellen alle Körner, die vom Reiz entsprechend vorbereitet wurden.

Auch die Befunde an anderen Drüsenzellen machen es sehr wahrscheinlich, daß, wie ich in meiner Histologie hervorhob, hier gleichfalls die Verflüssigung des Sekretes und seine Entleerung aus der Zelle eine letzte Reifung voraussetzt, die auf Reiz hin eintritt. Diese letzte Reifung aktiviert das Ferment. Interessant ist nun, daß es nicht selten außer der Reifung noch anderer Nebenbedingungen, die man gleichfalls als Aktivierung bezeichnet, bedarf, damit die Fermentation beginnen kann. So wirkt das Pepsin nur in Gegenwart von Salzsäure; man sagt, es wird durch diese aktiviert. Indessen scheint doch nur die Annahme berechtigt, daß die Salzsäure auf das

Substrat wirkt und dieses durch Verquellung für das Pepsin zugänglich macht; wenigstens spricht die Mehrzahl der Beobachtungen für diese Auffassung (siehe bei OPPENHEIMER Näheres). Zur Bestätigung dienen auch die Befunde am Trypsin und Steapsin des Pankreassekretes, die gleichfalls, um wirken zu können, einer sogenannten Aktivierung bedürfen. Für das Steapsin dient in diesem Sinne die Galle, für das Trypsin ein erst neuerdings von PAWLOFF nachgewiesenes Ferment des Dünndarms, die Enterokynase, die, wie von DELEZENNE gezeigt wurde, nicht von Drüsenzellen des Darmepithels, sondern von den Lymphdrüsen der Mucosa (PEYERsche Plaques), des Mesenteriums u. a., auch von freien Leukocyten gebildet wird. DELEZENNE stellte auch fest, daß die Enterokynase ein echtes Ferment ist, das sich bei niederer und hoher Temperatur an Fibrin bindet, dieses aber nicht zu zersetzen vermag. Nur solch mit der Enterokynase imprägniertes Fibrin wird vom Trypsin normalerweise verdaut. Daraus geht hervor, daß die Enterokynase nicht auf das Trypsin wirkt, also dieses nicht aktiviert, sondern nur das Substrat diesem zugänglich macht. Der Ausdruck Aktivierung wäre also besser nicht für diese Vorwirkung, die uns auch bei Besprechung der Antikörper (Abschnitt *C*) wieder begegnen wird, zu verwenden, sondern auf den letzten, wohl meist vom Nervensystem abhängigen Reifungsvorgang zu beschränken.

Betreffs der eigentlichen Aktivierung und Ausstoßung der Darmfermente haben die Untersuchungen PAWLOFFS und seiner Schüler, z. B. SCHEPOWALNIKOFFS, experimentell den Einfluß des Nervensystems in überraschender Weise dargetan. Schon der Anblick der Nahrung von seiten des Versuchstieres genügt, um Absonderung der Speichel- und Magensekrete (sogenannter psychischer Magensaft) hervorzurufen. Auch die Absonderung der Pankreassekrete erfolgt auf Nervenreiz hin. Dabei ist hervorzuheben, daß bei reiner Eiweißnahrung die Enterokynase für die Trypsinwirkung überflüssig wird, da in diesem Falle das Trypsin wirksamer ist als bei gemischter Nahrung. Sollte sich diese Angabe als richtig erweisen, so würde sich ergeben, daß die Reifung des Ferments je nach dem Nervenreiz eine verschiedene ist.

Auf den Nervenreiz hin geben also die Teilchen der Fermentkörner, die zunächst innig aneinander haften, den Zusammenhang auf, werden selbständig und zugleich funktionsfähig. Während die Profermentkörner keine Fermentation hervorrufen, gilt das für das verflüssigte Sekret. Es liegt nun nicht der geringste Grund vor, die selbständig gewordenen Kornteilchen, an welche die Fermentwirkung gebunden ist, als tote Substanzen zu betrachten, wenn das Proferment-

korn notwendigerweise, wie oben dargelegt wurde, als lebend bezeichnet werden muß. Die flüssigen Fermentteilchen sind ausgereifte Teilchen lebender Substanzen und als solche selbst lebend; sie sind, wie man sich ausdrückt, Protoplasmasplitter, deren Funktion durchaus vergleichbar ist mit der Funktion typischer lebender Teilchen, d. h. solcher, die dauernd Glieder des Plasmas bleiben. Diese Ansicht ist von vielen Forschern, z. B. von GREEN, A. MAYER, GAUTIER, LOEW und von BOKORNY ausgesprochen worden. Zahlreiche Gründe, die sich aus dem Verhalten der löslichen Fermente gegen verschiedene, die Lebenstätigkeit beeinflussende Agentien ergeben, bestärken in ihr. Doch sei hier zunächst darauf nicht eingegangen.

B. Fermentationsbegriff.

Die entgegengesetzte Ansicht, nach welcher die umgeformten Fermente tote Substanzen, gleich den Nahrungsstoffen, auf welche sie einwirken, sind, wird vor allem von OPPENHEIMER vertreten, der in seinem ausgezeichneten Buche über die Fermente die bis 1900 bekannt gewordenen Tatsachen in dankenswerter Weise zusammengestellt hat. Er wird zu seinem Urteil, das mit dem sehr vieler anderer Autoren harmoniert, vor allem durch teils zu enge, teils zu weite Fassung des Fermentationsbegriffes veranlaßt. Nach ihm ist die Fermentwirkung charakterisiert durch Auslösung latenter (potentieller) Energie chemischer Stoffe und ihre Verwandlung in kinetische Energie (Wärme, Licht) in der Weise, daß der neu entstehende Stoff oder die Summe der neu entstehenden Stoffe geringere Verbrennungswärme besitzen als der ursprüngliche Stoff. Die Fermentation stellt also einen exothermalen Prozeß, bei dem Wärme frei wird, vor. Dieser exothermale Prozeß kommt durch Spaltung chemischer Stoffe vermittels der Zufuhr von Wasser (Hydrolyse) oder vermittels der Zufuhr von Sauerstoff (Oxydation) zu stande. Da beiderlei Prozesse sich außerhalb der Organismen, unabhängig von diesen abspielen können und durch ungeformte Zellextrakte (z. B. Preßsaft der Hefe) vermittelt werden, während andere an die Organismen gebundenen Vorgänge, wie die bereits besprochenen Reduktionen, die Kontraktion, die Synthesen und die Assimilation direkt unter dem Einfluß der geformten lebenden Substanz sich vollziehen; so glaubt OPPENHEIMER scharf zwischen fermentativen und echt vitalen Vorgängen unterscheiden zu müssen, von denen die letzteren zur Zeit noch völlig rätselhaft seien.

Mit dieser Fassung des Fermentationsbegriffes kann man sich nicht einverstanden erklären. Maßgebend für die Begriffsumgrenzung kann nur sein, welche Bedeutung die in Frage kommenden Vorgänge für den Stoffwechsel der Organismen haben. Der Organismus bedarf zu seiner Arbeitsleistung und zum Wachstum bestimmter Nährstoffe, die er aus der Nahrung gewinnt, indem er diese zur Synthese und Assimilation geeignet macht. Das geschieht durch Spaltung einer großen Zahl chemischer Stoffe und diese Spaltung kennzeichnet sich als Fermentation, da sie durch hochorganisierte Substanzteilchen bewirkt wird, die entweder noch integrierende Bestandteile des Plasmas sind oder es früher waren. Völlig gleichgültig ist, ob die Spaltung sich als exothermale hydrolytische oder als endothermale reduzierende darstellt. Denn die Wirkung der löslichen Fermente ist nicht minder rätselhaft oder minder vital als die synthetische oder reduzierende Wirkung der lebenden Substanz. Allerdings ist bis jetzt weder die Kontraktion noch die Reduktion der Kohlensäure eingehender im Vergleiche mit den typischen Fermentationen analysiert worden, so wie es in den beiden vorangehenden Kapiteln geschah. Aber diese Analyse hat gezeigt, daß wir uns beide Vorgänge direkt als Fermentationen vorstellen können, bei denen nur, wenigstens soweit die Kohlensäurereduktion in Betracht kommt, als unterstützende Wirkung die Zufuhr optischer oder thermischer Energie gefordert werden mußte. Wir werden später genauer sehen, wie gut vergleichbar alle drei Vorgänge sind; es wird sich in den folgenden Kapiteln ferner zeigen, daß auch die synthetischen und assimilatorischen Vorgänge sich einem eng verwandten Schema fügen (über Synthesen siehe übrigens bereits bei Kontraktion im Kap. 3). Somit entfällt die Oppenheimersche Einteilung, um so mehr als Oppenheimer selbst anerkennt, daß (pag. 80) die Sekretion der Fermente nur auf einen physiologischen Reiz hin, bei Bedarf an Nährstoffen, erfolgt. So bilden z. B. Schimmelpilze keine Fermente, solange man sie auf Nährböden züchtet, denen sie ohne weiteres ihren Bedarf entnehmen können; sie bilden aber sofort proteolytische Fermente, wenn man sie auf Eiweißnährböden kultiviert, und Diastase, wenn man ihnen Stärke vorsetzt. Die teleologische Betrachtung der vitalen Prozesse, d. h. die Beurteilung derselben gemäß ihrer Bedeutung für die physiologischen Bedürfnisse der Organismen, ist allein für ihre Klassifizierung maßgebend. Daraus folgt aber, daß die oxydativen Spaltungen nicht zu den Fermentationen zu rechnen sind, da sie den Organismus nicht mit Nährstoffen versorgen, sondern, gleich den Syn-

thesen, bereits eine Verwertung solcher vermitteln. Sie dienen als Kraftquelle und sind als Atmungen zu bezeichnen (siehe im Kap. 6). Dabei muß es als gleichgültig angesehen werden, daß Atmungen auch durch Zellextrakte, welche den Fermenten verglichen werden können, zu stande kommen; so z. B. die Alkoholgärung des Zuckers durch die Zymase, welche als Enzym zu bezeichnen ist.

Gegen die Deutung der ungeformten Fermente als Mengen lebender Substanzteilchen kann man selbstverständlich den Einwand erheben, daß diese Teilchen nicht wachstums- und vermehrungsfähig sind, daß aber gerade Wachstum und Vermehrung ein Charakteristikum der lebenden Substanzen vorstellt. Indessen kann nur behauptet werden, daß die fermentativen Teilchen *nicht mehr* zu den genannten Funktionen befähigt sind. Aus der oben gegebenen Darstellung des Entwicklungsganges der Fermentkörner ergab sich, daß sie ausgereifte Teilchen von Körnern sind, die zweifellos als Plastiden wuchsen und sich vermehrten. Daher ist ohne weiteres anzunehmen, daß sie selbst vor ihrer Reifung in gleicher Weise tätig waren, denn die Sekretkörner sind nichts anderes als Summen von vitalen Teilchen, ebenso wie die Muskelfibrillen und Chlorophyllkörner (siehe darüber in Kap. 3 und 4). Die Reifung bedeutet Spezialisierung und damit verbunden den Verlust der elementarsten Funktion, als welche die Assimilation, die zum Wachstum und zur Teilung führt, anzusehen ist; sie bedeutet aber nicht den Tod, denn eben die Assimilation wird sich uns als ein Vorgang, der im Prinzip auch mit der Funktion der fermentativen Teilchen vergleichbar ist, erweisen. Die Fermentationen können mit gewissen Einschränkungen *geradezu als Prototyp der vitalen Funktionen* bezeichnet werden. So glaubten z. B. HOPPE-SEYLER und NASSE ursprünglich in ihnen überhaupt das eigentliche Wesen der Lebensvorgänge erblicken zu dürfen. Wenn wir also auch sagen müssen, daß die fermentativen Teilchen nicht wachsen und sich vermehren, denn eine Vermehrung des Fermentquantums, das in die Substrate eingeführt wird, findet nicht statt; so sind sie doch als lebend zu bezeichnen, wie auch durch die folgenden Mitteilungen bestätigt wird.

C. Immunitätslehre.

In dieser Auffassung bestärken zunächst die Befunde der *Immunitätslehre*. Die Tiere besitzen in den Leukocyten ein Schutzmittel gegen die Bakterien, welche in den Organismus eindringen und ihn zu vernichten suchen. Von den Leukocyten wird ein Stoff gebildet, das *Alexin* BUCHNERS (Komplement EHRLICHS, Cytase METSCHNIKOFFS),

welcher die Bakterien zerstört und direkt mit einem Ferment zu vergleichen ist. Die Vernichtung der Bakterien ist ein Verdauungsvorgang, der sich hier nicht gegen chemische Stoffe, sondern gegen Organismen, also gegen biologische Stoffe wendet. Das Alexin ist nach METSCHNIKOFF innig an die Phagocyten gebunden und gelangt bloß bei Schädigung derselben ins Blutserum. Damit die Bakterien vernichtet werden können, müssen sie vorher von den Phagocyten aufgenommen werden. Aber die Alexine allein genügen zur Vernichtung nicht. Sie wirken nur auf die Bakterien durch Vermittlung anderer Zellprodukte, der sogenannten Zwischenkörper (Fixateur METSCHNIKOFFS, Immunkörper EHRLICHS, Ambozeptor EHRLICHS, substance sensibilisatrice BORDETS), die an sich die Bakterien nicht zerstören, aber sie für die Alexine zugänglich machen. Die Zwischenkörper kommen auch nicht immer im Serum vor, werden aber leicht in dieses abgegeben und verbinden sich hier mit den Bakterien, die darauf in den Phagocyten durch die Alexine unschädlich gemacht werden. Auch die Zwischenkörper stammen nach METSCHNIKOFF von den Phagocyten ab.

Bei den Experimenten zur Immunisierung der Tiere führt man in diese nicht die Bakterien selbst, sondern deren Giftstoffe, die Toxine, ein, die von den Bakterien abgesondert werden. Sie stellen ebenso ein Ferment vor, wie die Alexine, und richten ihre fermentative Wirkung auf die Zellen der Tiere, in welche sie injiziert wurden. Von natürlicher Immunität ist die Rede, wenn die Zellen von den Toxinen nicht geschädigt werden. Erworbene Immunität kommt nach EHRLICH auf folgende Weise zu stande. EHRLICH hat vom Bau der lebenden Substanz ein Schema (Fig. 23) entworfen, das vielen Beifall gefunden hat und in der Tat als vortrefflich bezeichnet werden muß. Nach ihm bestehen die lebenden Protoplasmamoleküle, die ich mit den hier geschilderten Körnern identifizieren möchte, aus einem „Leistungskern“, der die eigentliche Vitalität, das Wachstum, vermittelt, und aus „Seitenketten“, welche die spezielle Arbeitsleistung des Korns besorgen. Sie sollen z. B. die Nährstoffe aufnehmen und werden deshalb auch Rezeptoren genannt. Wenn ein Toxin ins Blut gelangt, wird es nach EHRLICH wie ein Nährstoff von den Rezeptoren angezogen, vorausgesetzt daß in beiden verwandte Atomgruppen vorhanden sind. Diese verwandten Atomgruppen, welche sich gegenseitig binden, nennt EHRLICH haptophore Gruppen. Ist durch sie ein Toxin fest an die Plasmamoleküle gebunden, so richtet es nun auf diese seine anderen Atomgruppen, von denen die Giftwirkung ausgeht und die deshalb als toxophore Gruppen bezeichnet werden. Derart kommt es zur Zerstörung der Rezeptoren und auch des Leistungskerns. Doch besitzt letzterer, falls er nicht sofort ganz zerstört wird,

die Fähigkeit neue Rezeptoren zu bilden, und zwar sogar in solcher Menge, daß sie abgestoßen werden und nun frei im Serum zirkulieren. Durch die Anwesenheit freier Rezeptoren im Blut werden die Plasmamoleküle vor den Toxinen geschützt, denn die Rezeptoren reißen die ins Blut eingeführten Toxine an sich und hindern sie derart, ihre toxophore Gruppe auf die Zellen einwirken zu lassen. Man hat die frei im Blut zirkulierenden Rezeptoren, die die Toxine an sich binden, als Antitoxine bezeichnet. Ihre Anwesenheit bedingt die erworbene Immunität.

Nach METSCHNIKOFF liegen die Verhältnisse etwas anders. Die Antitoxine, beziehungsweise Zwischenkörper, stellen nach ihm keine

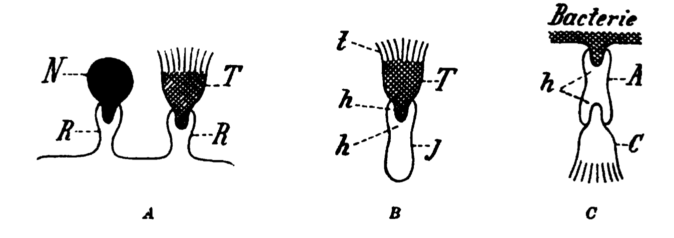


Fig. 23.
Beziehungen der Körperzelle zu Nährstoff- (*N*) und Toxin- (*T*) molekül, bezw. zur Bakterie. Schemen nach Ehrlich, etwas modifiziert. *A* Körperzelle mit Rezeptoren (*R*). *B* freigewordener Rezeptor (Immunkörper *J*) mit Toxinmolekül. *C* Ambozeptor (*A*) mit Komplement (*C*) an einer Bakterie verankert, *h* haptophore, *t* toxophore Gruppen.

Rezeptoren vor, welche die Toxine, beziehungsweise Bakterien, aber auch Nährstoffe an sich binden, sondern Fermente gleich den Alexinen, welche einen Kampf mit den Toxinen eingehen und deren Wirkung verhindern. Daß dabei keine Zerstörung, weder der Toxine noch der Antitoxine, eintritt oder wenigstens einzutreten braucht, erhellt daraus, daß man beide in gewissen Fällen wieder trennen kann; so wird das Antitoxin des Schlangengiftes und des Pyocyaneusgiftes durch Erhitzen zerstört, die betreffenden Gifte bleiben jedoch erhalten und vermögen nun aufs neue toxisch zu wirken. Daraus darf man jedoch nicht folgern, daß die Antitoxine keine Fermente sind. Denn wären sie einfache, ins Blut abgestoßene Rezeptoren, so müßten sie im Blut ebenso wie in den Zellen selbst von den Toxinen zerstört werden. Es genügen ja schon geringe Toxinmengen zur Zerstörung eines Organismus; daraus geht aber hervor, daß ein Toxinmolekül sukzessive eine große Zahl von Rezeptoren an sich bindet und zerstört, ebenso wie ein Fermentmolekül zahllose Substratmoleküle

spaltet. Deshalb können die Antitoxine nicht freigewordene Rezeptoren sein, sondern müssen spezifische Fermente vorstellen, deren fermentative Wirkung zwar nicht oder nicht immer zur Zerstörung der Toxine genügt, aber sie paralysiert.

Gegen die EHRLICHsche Ableitung der Antitoxine und Immunkörper von Rezeptoren, also von Seitenketten des Plasmas, die normalerweise Nährstoffe zu Zwecken der Synthese und Assimilation an sich binden, sind noch mannigfache schwerwiegende Einwände zu erheben. METSCHNIKOFF führt an, daß ein Plasmodium sich nicht, wie es tatsächlich der Fall ist, an verschiedene Toxine gewöhnen könnte, wenn in ihm deren Bindung allein von den synthetisch tätigen Seitenketten abhinge, da es keine Körpersäfte hat, in welche es Seitenketten im Überschuß abstoßen könnte. Da ferner die Immunität roter Blutkörperchen bei Ziegen, die durch Behandlung mit Blut anderer Individuen derselben Spezies erzielt wurde, nach EHRLICH und MORGENROTH auf der völligen Ausscheidung der angreifbaren Seitenketten beruhen soll, so hätten in diesem Falle die immun gewordenen Zellen alle Rezeptoren eingebüßt, was doch mit der hohen Bedeutung dieser für das Leben der Zellen nicht vereinbar ist. Weiterhin führte METSCHNIKOFF den experimentellen Nachweis, daß Antikörper im Blut auftreten können, wenn die Zellen, die durch das Gift geschädigt werden, vor dem Giftzusatz aus dem Körper eliminiert wurden. Er injizierte ein Spermatoxin kastrierten Kaninchen und konstatierte das Auftreten eines Antispermatoxins im Blut. Nun gibt zwar auch EHRLICH zu, daß noch andere Zellen, als die speziell durch ein Toxin angegriffenen, Antitoxine zu bilden vermögen; aber der an sich unwahrscheinliche Gedanke, daß die angegriffenen Zellen, z. B. die so spezifizierten Nervenzellen, bei Angriff des Tetanustoxins sich selbst sollten verteidigen können, wird auch dadurch hinfällig, daß die Antitoxine nicht völlig mit den Rezeptoren übereinstimmen. Ihre haptophoren Gruppen sind nämlich noch feiner auf das Gift abgestimmt als die der Rezeptoren, denn es gelingt, bei rechtzeitiger Injektion von antitoxinhaltigen Immunsera die bereits an die Körperzellen gebundenen Toxine von den Zellen abzulösen und an die Antitoxine zu binden. (Über die Ursachen der Inkubationsfrist siehe unten.) Wenn weiterhin die Antikörper abgestoßene Rezeptoren wären, so müßten sie im Blut auch Nährstoffe an sich reißen, was nicht der Fall ist (GRUBER). Noch zu erwähnen sind ferner neueste Angaben von WECHSBERG, gemäß welchen es gelingt, bei Zusatz von Antitoxinen zu Bakterienkulturen die Produktion des Toxins zu steigern. Die Bakterien verteidigen sich also gewissermaßen gegen das im Überfluß vorhandene Antitoxin, das demnach auf ihr Plasma eine schädigende

Wirkung ausüben dürfte. Wenn nun WECHSBERG die Toxine ebenso als abgestoßene Rezeptoren auffaßt, wie EHRLICH die Antitoxine, so führt er diesen Gedanken direkt ad absurdum, da die Fermentnatur der Toxine wohl über jedem Zweifel steht.

Somit ist die Fermentnatur der Antitoxine und Immunkörper als erwiesen anzusehen und es entfällt natürlich die EHRLICHsche Vorstellung von ihnen, nach welcher sie einer toxophoren Gruppe ganz entbehren, dagegen mit einer zweiten haptophoren Gruppe, an welche sich die Komplemente (Alexine) anheften, ausgestattet sein sollen. Das erhellt, außer aus der notwendigen Voraussetzung, daß zur Unschädlichmachung der Toxine unbedingt eine eigene toxophore Gruppe nötig ist, auch z. B. aus dem Vergleich der Immunkörper mit der Enterokynase, die zum Trypsin im gleichen Verhältnis steht, wie ein Immunkörper zum Komplement. Nun konnte aber gezeigt werden, daß die Enterokynase auch selbst auf Peptone spaltend wirkt (siehe die Angabe bei ASCHOFF). Auf fermentative Wirkung läßt sich weiterhin aus dem Verhalten anderer Antikörper, z. B. der Agglutinine, schließen, welche ohne Zugesellung eines Komplements die Zusammenklumpung von Bakterien und Blutkörpern bedingen. Das gleiche gilt auch für die Coaguline und Präcipitine, die weitere Arten von Antikörpern repräsentieren. Man hat sich deshalb mit METSCHNIKOFF vorzustellen, *daß die Immunkörper bereits eine Wirkung auf die Bakterien, beziehungsweise Blutkörper, ausüben, wodurch letztere für die Alexine zugänglich werden.* Wenn sich die Alexine an die Immunkörper, wie EHRLICH will, und nicht direkt an die Bakterien, die sie zerstören, anhefteten, so würde ihre zerstörende Wirkung, weil nicht durch direkten Kontakt begünstigt, noch rätselhafter erscheinen, als sie an sich schon ist (siehe unten). Mit der METSCHNIKOFFschen Anschauung steht dagegen der Befund, daß es vermutlich nur wenige (zwei [?]) Alexinarten gibt, während unzählige Immunkörperarten gebildet werden, aufs schönste im Einklang. Die spezifizierten Immunkörper bereiten eben für die minder angepaßten Alexine das Terrain vor, was BORDET als ein Sensibilisieren der Bakterien bezeichnet.

Übrigens dürften die Alexine für ihre Wirkung nicht immer auf Vorarbeitung durch die Immunkörper angewiesen sein, sondern auch in manchen Fällen allein zur Bewältigung von Bakterien u. a. genügen, ebenso wie auch das Trypsin in manchen Fällen der Vorarbeit der Enterokynase nicht bedarf (siehe oben); wenigstens tritt GRUBER für ein derartiges Verhalten ein. Es würde sich dann um eine gesteigerte Reifung, die zu feinerer Abstimmung der toxophoren Gruppe führt, handeln. Daß solch gesteigerte Reifung möglich ist, kann nicht be-

stritten werden, da Veränderungen der toxophoren Gruppe an den Alexinen in vielen Beispielen festgestellt wurden. Zunächst zeigte EHRLICH, daß die toxophoren Gruppen ihre Giftwirkung teilweise oder ganz einbüßen können, was sowohl für die Alexine (Komplementoide) als auch für die Toxine (Toxoide, Toxone) gilt. Nicht direkt erwiesen ist die entgegengesetzte Erscheinung der Verstärkung der Giftwirkung, die sich in einer vollkommeneren Anpassung der toxischen Gruppen an die angegriffenen Zellen bemerkbar machen würde; sie muß aber in Hinsicht auf die Inkubation der Toxine angenommen werden. Es ist längst als auffallende Tatsache bekannt, daß die Toxine nicht sofort nach der Injektion, gleich den Alkaloiden etc., auf die Körperzellen einwirken, sondern daß dieser Einwirkung eine kürzere oder längere Inkubationsfrist vorausgeht, während welcher die Gifte aber bereits an die Zellen gebunden sind. Diese merkwürdige, bis jetzt ihrer Ursache nach unverstandene Erscheinung kann nur aus einer Anpassung der toxischen Gruppen an das Substrat, also aus gesteigerter Reifung, die die Giftwirkung verstärkt, gedeutet werden.

D. Schema des Baues der lebenden Substanz.

Auf weitere Einzelheiten der Immunitätslehre einzugehen, hat für unsere Zwecke keine Bedeutung. Die Streitfragen, ob die Alexine auch normalerweise im Blut vorkommen (EHRLICH) oder nicht (METSCHNIKOFF), ferner ob die zahllosen Arten von Antikörpern alle aus den Leukocyten stammen (METSCHNIKOFF) oder auch andere Körperzellen, vor allem die von den Giften angegriffenen (EHRLICH), sich an ihrer Bildung beteiligen, beziehungsweise sie allein erzeugen, erscheinen hier belanglos. Als Hauptresultat der bereits mitgeteilten Befunde ist hervorzuheben, daß sie uns zu einer klaren, bestimmten Vorstellung vom Bau der Plasmakörner verhelfen. Solch Korn besteht aus dem wachstums- und differenzierungsfähigen Leistungskern und den mannigfach wirkenden Seitenketten, die ausgereifte, spezialisierte Teilchen der Plasmakörner repräsentieren und sich vom Leistungskern ableiten. Bei den Fermentkörnern differenziert sich der gesamte Leistungskern zu fermentativen Seitenketten, die bei Abschluß der Reife den Zusammenhang aufgeben, so daß das Korn sich völlig verflüssigt. Es empfiehlt sich, die Bezeichnungen: Seitenketten und Leistungskern zu vermeiden, da sie nur für einen bestimmten Fall gedacht sind und es notwendig ist, ein anschauliches Schema,

das allen Zellfunktionen gerecht wird, aufzustellen. Zunächst ist, wie schon oben geschah, anzunehmen, daß die Plasmakörner Summen ursprünglich, d. h. im Plastidzustand der Körner, gleichartiger Einheiten repräsentieren, die Biomoleküle genannt werden können. Nicht an den Biomolekülen sind, wie EHRLICH will, Leistungskerne und Seitenketten zu unterscheiden; sondern, da die Fermente, wie erörtert, aus lebenden Substanzeinheiten bestehen, die den Seitenketten gleichwertig sind, repräsentieren die Seitenketten selbst lebende Moleküle und ebenso haben wir uns die Leistungskerne als Summen solcher vorzustellen. Statt „Teilchen eines Leistungskerns" ist der Name Assimilator einzuführen. Denn es ist charakteristisch für diese Teilchen, daß sie Nährstoffe sich angleichen, also sich vermehren können. Indem sie diese Fähigkeit verlieren, dagegen zu spezifischer Arbeitsfunktion heranreifen, werden sie zu Ergatiden, wie die Seitenketten zweckmäßig zu nennen sind.

Unter den Ergatiden sind je nach ihrer Funktion verschiedene zu unterscheiden. Bis jetzt wurden fermentative und synthetische Ergatiden besprochen; es kommen hier nur die ersteren in Betracht (über die zweiten und noch andere Arten siehe in Kap. 7 und 10). An den Ergatiden sind vor allem, entsprechend dem EHRLICHschen Schema, zwei Atomgruppen unbekannter Beschaffenheit (Fig. 24) anzunehmen: erstens die haptophore Gruppe, welche das Substrat an das Ergatid bindet, und zweitens die Arbeitsgruppe, die speziell bei den Fermenten als fermentative Gruppe (bei OPPENHEIMER u. a. zymophore Gruppe genannt, siehe jedoch weiter unten und das folgende Kapitel) zu bezeichnen ist. Sie vermittelt die Spaltung des Substrats und zwar selbstverständlich des an die haptophore Gruppe gebundenen Substratquantums (ein Molekül?), worauf die Spaltprodukte abgestoßen und neue Substratmoleküle gebunden werden. Die fermentative Gruppe entspricht der toxophoren der Toxine und Antikörper, deren Wirkung ja auch eine fermentative ist.

Fermentative Ergatiden fanden wir, außer in den Fermenten, bereits in den kontraktilen Substanzen (Kap. 3). Die haptophoren Gruppen der in Reihen (Molekularfibrillen) angeordneten Ergatiden binden das Myin an sich; sie sind ferner durch starke attraktive Wirkung auf die benachbarten Ergatiden ausgezeichnet. Die fermentativen Gruppen spalten das Myin, dessen Spaltprodukte wieder durch Vermittlung synthetischer Ergatiden Verwendung finden. — Auch die chlorophyllhaltigen Teilchen der pflanzlichen Farbkörner sind fermentative Ergatiden. Sie unterscheiden sich aber von denen der Fermente durch den Gehalt an

einem Farbstoff (Chlorophyll), der die Lichtstrahlen absorbiert. Den fermentativen Ergatiden, welche die Kohlensäurereduktion ohne Absorption des Lichts ausführen, kommt hingegen die Fähigkeit der Wärmeabsorption zu. Wir können also sagen, daß die zu Reduktionen befähigten fermentativen Ergatiden durch die Anwesenheit von Stoffen ausgezeichnet sind, welche die Aufnahme und zweckmäßige Verwendung von Energie ermöglichen. Durch die Energieübertragung wird die Funktionsstärke des Ergatiden erhöht; man kann die betreffenden Stoffe deshalb, wie bereits früher geschehen, als Hilfsgruppen (auxophore Gruppen)* der Ergatiden unterscheiden. (Fig. 24.) Somit haben wir durch vergleichende Analyse dreier bedeutsamer vitaler Vorgänge, der Kontraktion, Reduktion und hydrolytischen Spaltung (typische Fermentation), unter Anschluß an die Ehrlichschen Anschauungen, ein Schema des Baues und der Funktion der lebenden Substanz gewonnen, das allen Anforderungen gerecht wird und auch in Hinsicht auf die übrigen Plasmafunktionen sich, entsprechend modifiziert, bewährt.

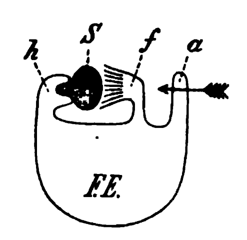


Fig. 24.

Schematische Darstellung eines fermentativen Ergatiden (*F. E.*). *h* haptophore, *f* fermentative, *a* auxophore Gruppe (der Pfeil deutet die Richtung an, in welcher die absorbierte Energie sich betätigt). *S* Substratmolekül.

Bemerkt sei noch, daß wohl auch den typischen, also den nicht reduzierenden Fermenten, einschließlich der Toxine und Antikörpern, eine Hilfsgruppe zukommen dürfte, wenn sie auch in Hinsicht auf den exothermalen Charakter der Fermentation überflüssig erscheint. Zunächst ist zu berücksichtigen, daß das junge, sich differenzierende Ergatid einer Hilfsgruppe zur Reifung benötigt (siehe Kap. 9). Von den Toxinen und Alexinen wurde ferner oben angeführt, daß sich an ihren toxophoren Gruppen Veränderungen abspielen können, die zum Teil als Reifung erscheinen und daher auch der Unterstützung durch Hilfsgruppen benötigen. Von den Fermenten ist solche nachträgliche Anpassung nicht bekannt; doch sprechen andere Befunde (siehe unten) im gleichen Sinne.

Weiterhin ist zu bemerken, daß natürlich das hier entworfene Schema vom Bau der Biomoleküle eben nichts weiter als ein Schema ist und für nichts weiter genommen werden darf. Die Beziehung der nach außen wirksamen Gruppen zu den übrigen Atomkomplexen

*) Von Ehrlich ist 1885 der Ausdruck „auxiliäre Energie" gebraucht worden.

der Moleküle ist vollständig unbekannt; es läßt sich selbst nicht angeben, ob jene ersteren Gruppen gewöhnlich nur in der Einzahl oder auch zu mehreren vorkommen. Wenn in diesem Buch den Molekülen zumeist nur, ein Vertreter jeder Gruppenspezies zugesprochen wird, so geschieht das nur um die Vorstellung zu vereinfachen. Zwei haptophore Gruppen müssen z. B. den fermentativen Muskelergatiden zugesprochen werden. Aber es ist ganz erstaunlich, wie sich das EHRLICHsche Schema, von dem sich das hier entworfene ableitet, fruchtbar erwiesen hat; denn ohne Zweifel wäre eine so rasche Entwicklung der Immunitätslehre ohne die geschilderten plastischen Vorstellungen des genialen Forschers nicht möglich gewesen. Abänderungsfähig ist jedes Schema. Das Wesentliche des von EHRLICH entworfenen liegt in der Vorstellung, daß spezifisch und different wirkende Atomgruppen an den Biomolekülen vorhanden sind. Über die Beschaffenheit derselben wird nur ausgesagt, daß sie, um wirken zu können (haptophore Gruppen), gleich oder ähnlich beschaffene Atomgruppen an den Substraten voraussetzen. Weitere, genauere Bestimmungen bleiben der künftigen Forschung überlassen.

An dieser Stelle möchte ich einen wichtigen nomenklatorischen Vorschlag machen. Das Wort Ferment bezeichnet gemäß der hier gegebenen Schilderung allein eine Summe fermentativer Ergatiden, wobei vollständig gleichgültig bleibt, ob diese Ergatiden selbständig oder Glieder des Plasmas sind. Ist letzteres der Fall, so hat es doch keinen Sinn, von geformten Fermenten zu reden, da das, was im Plasma fermentativ wirkt, nicht ein seinem Bau nach völlig unbekanntes Plasma, sondern eben eine Summe von bestimmt veranlagten Ergatiden ist, die mit den sogenannten ungeformten Fermenten übereinstimmen. Daher tut man gut, den Unterschied von geformten und ungeformten Fermenten ganz fallen zu lassen und nur zu unterscheiden zwischen extracellulären und intracellulären Fermenten. Das Pepsin ist ein extracelluläres Ferment, dagegen ist das Ferment (Invertase) der *Monilia candida*, welches den Rohrzucker spaltet (nicht vergärt, wie man gewöhnlich sagt), ein intracelluläres Ferment und die Hefezellen selbst sind als Fermentträger zu bezeichnen. Demnach ist der Ausdruck „Enzym“ für die Fermentationserreger völlig überflüssig und es empfiehlt sich, ihn nur für die Gärungserreger (Kap. 6) zu verwenden, die ihrer Wirkung nach sich von den Fermenten unterscheiden und bis jetzt nur unberechtigterweise mit ihnen zusammengeworfen wurden. Ent-

sprechend sind auch die Bezeichnungen Zymogen und zymophore Gruppe auf die Gärungserreger zu beschränken.

E. Wesen der Fermentwirkung.

Es ist nun auf das Wesen der Fermentwirkung näher einzugehen. Für die fermentativen Ergatiden ist es charakteristisch, daß sie ohne Stoffverbrauch arbeiten. Ein minimales Fermentquantum vermag unbegrenzt große Mengen von chemischen Stoffen nach und nach zu spalten, wenn man nur Sorge trägt, daß unter den Spaltungsprodukten nicht solche auftreten, die die Wirkung der Fermente hemmen. Zur Erklärung dieses Phänomens stellte Liebig folgende Hypothese auf. Er nahm an, daß die Spaltung der Substrate durch eine von den Fermentteilchen ausgehende Erschütterung hervorgerufen werde. Die Erschütterung sei bedingt durch chemische Zersetzung des Ferments (Zersetzungshypothese). Doch zeigte sich bald, daß von einer chemischen Zersetzung der Fermente bei der Fermentation nicht die Rede sein kann. Nägeli suchte daher nach einer anderen Ursache der Erschütterungen und schrieb den Fermenten dauernd sich äußernde molekulare oder Atomschwingungen zu, die sich bei Berührung mit den Substraten auf diese übertragen und die Zersetzung derselben vermitteln sollten (Schwingungshypothese). Es liegt aber gar kein Grund vor, in den Fermenten eine besonders lebhafte, dauernde Schwingung der Moleküle oder Atome anzunehmen. Vor allem spricht gegen diese Hypothese die bemerkenswerte, für die Fermentwirkung charakteristische Tatsache, daß jedes Ferment nur auf eine bestimmte Art von Stoffen wirkt und dabei ganz bestimmte Zerfallsprodukte liefert, während es gegen andere Stoffe von oft sehr ähnlicher chemischer Konstitution völlig unwirksam sein kann. Das klassische Beispiel spezifischer Fermentwirkung ist die Spaltung der von E. Fischer hergestellten Methylglukoside, deren es zwei stereoisomere Reihen, die α- und β-Glukoside gibt. Jede dieser beiden Glukosidarten wird durch eine bestimmte Fermentart gespalten; die α-Glukoside durch Fermente des Hefeninfuses (Maltase und Invertase), die β-Glukoside allein durch das Emulsin. Noch spezifischer ist die Wirkung der Toxine und Antitoxine. Bestimmte Bakterien, z. B. die Choleravibrionen und die Typhusbazillen werden nur durch ganz bestimmte bakteriolytische Stoffe des Blutserums (Bakteriolysine) abgetötet. Diese Tatsachen sind mit der Annahme einer einfachen Übertragung von Schwingungen vom Ferment auf die zu spaltende Substanz ganz unvereinbar.

Eine dritte Ansicht vergleicht die Fermentation mit der Kontaktwirkung der Metalle (katalytische Hypothese). Es wird z. B.

Wasserstoffsuperoxyd durch Zusatz geringer Mengen von Platinmohr oder Platinsol, wie BREDIG einen von ihm hergestellten kolloidalen Zustand des Platins nennt, ferner auch durch andere Metalle, in Wasser und freien Sauerstoff gespalten, und zwar in unbegrenzten Mengen, ohne daß das Platin scheinbar sich verändert. Diese Katalyse, der sich noch eine Menge Beispiele anreihen lassen, erinnert um so frappanter an Fermentwirkung, weil das Wasserstoffsuperoxyd auch durch Fermentträger, z. B. durch die roten Blutkörperchen, in ganz der gleichen Weise zersetzt wird und an den Blutkörperchen gleichfalls keine Veränderungen nachweisbar sind, die also auch durch ihre bloße Gegenwart wirken. Aber noch größer wird die Ähnlichkeit zwischen der Ferment- und katalytischen Wirkung, wenn man die interessanten Lähmungserscheinungen berücksichtigt, die durch Gifte, z. B. durch Kohlenoxyd, sowohl auf die Blutkörper wie auf das Platin ausgeübt werden und von denen sich beide Stoffarten wieder erholen können. Gleiche Lähmungs- und Erholungserscheinungen wurden auch an anderen Metallen beobachtet.

Trotz dieser ganz erstaunlichen Ähnlichkeit zwischen Fermenten und Katalysatoren ist es doch nicht zu bezweifeln, daß die Fermentwirkung ihrem Wesen nach etwas ganz anderes ist als die der Katalysatoren, die BREDIG sehr mit Unrecht als anorganische Fermente bezeichnet. Soviel bis jetzt mit einiger Sicherheit bekannt ist, kommt die katalytische Wirkung des Platins, wenigstens in Hinsicht auf das Wasserstoffsuperoxyd, durch stufenweise Oxydation und Reduktion desselben zu stande, gemäß den folgenden von HABER aufgestellten Formeln:

$$yH_2O_2 + nPt = PtnOy + yH_2O \text{ (Platinsauerstoffphase)}$$

$$\text{und } PtnOy + yH_2O_2 = nPt + yH_2O + yO_2 \text{ (Reduktionsphase).}$$

Das Platin bindet einen Teil des Sauerstoffs, der im Wasserstoffsuperoxyd locker gefesselt ist, und wird zum Platinoxydul (Platinsauerstoffphase); darauf wird das Platinoxydul durch das heftig reduzierende H_2O_2 gespalten und dabei Sauerstoff entwickelt (Reduktionsphase). Auch die Lähmung und Erholung erklärt sich auf chemischem Wege. Anwesendes Kohlenoxyd (CO) unterdrückt insofern die Katalyse, als es mit Platin eine Verbindung eingeht, deren genauere Beschaffenheit allerdings noch unbekannt ist, die aber durch H_2O_2 wieder verbrannt wird. Unter Entwicklung von Kohlensäure wird das CO unschädlich gemacht und derart die Lähmung des Platins wieder aufgehoben (BREDIG). Wir entnehmen diesen Angaben also, daß die Katalyse des Wasserstoffsuperoxyds ein echter chemischer Vorgang ist. Indessen lassen sich zur Zeit bei weitem die meisten katalytischen Vorgänge nicht so einfach deuten und man unterscheidet

deshalb alle Fälle, in denen, wie oben geschildert, der betreffende Vorgang sich als „Stufenreaktion“ zu erkennen gibt, als Pseudokatalysen (J. Wagner) von den echten Katalysen, bei denen eine Beteiligung des Katalysators an der Reaktion nicht nachweisbar ist.

Das gilt z. B. für die Kontaktwirkung des Platins oder Iridiums bei der Schwefelsäurefabrikation (Winklersches Verfahren), wobei das Schwefeldioxyd durch die Anwesenheit des Metalls zur Bindung von Sauerstoff, also zur Bildung des Trioxyds befähigt wird. In sehr vielen Fällen ist es Sauerstoffübertragung, was sich als Arbeitsleistung der Metalle darstellt; aber auch Spaltungen recht verschiedener Art werden durch sie, sowie durch Mineralsäuren, Alkalien und manche Salze bewirkt. Betreffs der Erklärung dieser echten Katalysen tappt man noch ganz im Dunkeln. Es ist also gar nichts für das Verständnis der Fermentation gewonnen, wenn man sie mit den Katalysen vergleicht; im Gegenteil darf eher erwartet werden, daß das Verständnis der Katalysen durch die Befunde bei Fermentationen gefördert wird. In der Tat bieten sich Anhaltspunkte in dieser Richtung.

In erster Linie ist zu erwähnen, daß die von Fermenten bekannte katalytische Wirkung (z. B. Reduktion des Wasserstoffsuperoxyds) nicht mit ihrer eigentlichen Fermentwirkung zusammenfällt. Berücksichtigen wir nun die im Kap. 4 mitgeteilten Befunde über die Reduktionen, welche ja eigenartige Fermentationen repräsentieren, so drängt sich der Schluß auf, daß die katalytische Wirkung nicht an die fermentative Gruppe der Ergatiden, sondern an ihre Hilfsgruppe gebunden ist. Wir fanden die Hilfsgruppe befähigt, von außen zuströmende Energie aufzunehmen und verwandelt wieder abzugeben. Die Tätigkeit der Arbeitsgruppe besteht bei der Reduktion in einer Vorarbeit auf das Substrat; die Lenkung der von der Hilfsgruppe gelieferten Energie läßt sich aus der Konstitution eben dieser Hilfsgruppe, also durch Systemsbedingung, erklären. Man kann nun annehmen, daß es Fälle gibt, in denen die Hilfsgruppe unabhängig von der Arbeitsgruppe chemische Wirkung auszuüben vermag, wenn nämlich in unmittelbarer Nachbarschaft chemische Stoffe vorliegen, deren Beeinflussung minder schwierig ist als die der Kohlensäure oder auch der eigentlichen Fermentsubstrate. Somit würde sich die katalytische Wirkung der Fermente aus der Absorption und Umwandlung von Energie durch die Hilfsgruppen erklären. Wenden wir uns wieder den anorganischen Katalysatoren zu, so hätte man diese den Hilfsgruppen zu vergleichen und könnte ihre Wirkung auch auf Absorption und Umwandlung von

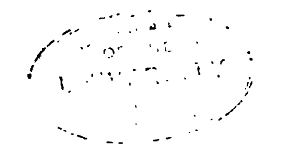
Energie zurückführen. Was dabei für eine Energieart absorbiert wird, ist gleichgültig und wir wissen zur Zeit nichts darüber; die Möglichkeit zur Absorption kann aber ebensowenig wie die Umwandlung der absorbierten Energie in andere, etwa chemische, bestritten werden. Als bestes Beispiel eines solchen Vorganges auf anorganischem Gebiete stellt sich die Sensibilisation des Chlorsilbers der photographischen Platte durch beigefügtes Erythrosin, Chinolinrot etc. dar. Diese Sensibilisatoren sind durchaus dem Chlorophyll vergleichbar, das ja auch selbst die photographische Platte zu sensibilisieren vermag. Sie wirken nur durch ihre Gegenwart, indem sie Lichtenergie absorbieren und chemische Energie abgeben; man kann sie also auch als Katalysatoren betrachten und daraus einen Schluß auf die Kontaktwirkung der Metalle ziehen.

Diese hier vorgetragene Anschauung vom Wesen der Katalysatoren deckt sich im wesentlichen mit der von O. Loew geäußerten. Auf die unhaltbare Ansicht Ostwalds kann hier nicht eingegangen werden. Es ist aber noch eine andere Anschauung über das Wirken der Katalysatoren denkbar, die sich aus den neueren Befunden über die radioaktiven Substanzen durch E. Rutherford und F. Soddy [Phil. Mag. (6) Vol. 4,1902] ableitet. Radium, Thor und Uran wandeln sich bei der Aussendung der eigenartigen chemisch wirksamen Strahlen in nichtaktive Substanzen, allerdings in ganz außerordentlich verschwindend geringem Maße um, bei welcher Umwandlung Energie, eben als Strahlung, frei wird. Es ist nun durchaus denkbar, daß auch andere Metalle sich dauernd oder unter bestimmten Bedingungen in zur Zeit nicht nachweisbarem Maße zersetzen, wobei Energie — vielleicht chemische — frei wird und auf verschiedene Substrate zu wirken vermag. Für das Verständnis der Fermentwirkung wäre natürlich gar nichts gewonnen, wenn diese Auffassung sich als richtig erweisen sollte.

Es könnte nun der Einwand erhoben werden, daß trotz des Vergleiches der Katalysatoren mit Hilfsgruppen der Biomoleküle doch auch die Fermente als organisierte Katalysatoren aufgefaßt werden dürften, insofern als sie vielleicht überhaupt nichts anderes als Hilfsgruppen vorstellen möchten. Die Möglichkeit einer Rückbildung der fermentativen Gruppe wurde bereits gezeigt (Toxoide und Toxone, Komplementoide) und ein weiteres Beispiel dafür wird uns bei Besprechung der roten Blutkörper (Kap. 6) begegnen. Indessen wurde bereits gesagt, daß die als katalytisch zu bezeichnende Wirkung der Fermente nicht mit ihrer

spezifisch fermentativen zusammenfällt, die demnach ganz in Abrede zu stellen um so weniger angeht, als wir an den reduzierenden Fermentmolekülen der Chlorophyllkörner sehr scharf zwischen der Tätigkeit der Hilfs- und Arbeitsgruppen unterscheiden müssen. Vor allem ist aber aus der Anwesenheit von haptophoren Gruppen notwendigerweise auf die von fermentativen Gruppen zu schließen, da wir nur solch letzteren eine Einflußnahme auf gebundene Substrate zuschreiben können. Katalysatoren setzen keine Substratbindung und demnach auch keine haptophoren Gruppen voraus. — Die haptophoren Gruppen scheinen nirgends fehlen zu können (siehe jedoch Kap. 10), mindestens können sie den Fermentergatiden nicht abgesprochen werden. Denn deren Verhalten zu den Substraten ist dasselbe wie das der Toxine zur lebenden Substanz und es ist nicht allein eine Bindung verschiedener Fermente an ihre Substrate, sondern auch die Bildung von Antifermenten in mehreren Beispielen bekannt. Antifermente sind bis jetzt erzielt worden gegen das Lab (Antilab, MORGENROTH), Emulsin (Antiemulsin HILDEBRANDT), Trypsin (Antitrypsin FERMI & PERNONI) und gegen proteolytische Bakterienfermente (v. DUNGERN).. Ein Antipepsin war allerdings bis jetzt auf keine Weise herzustellen Die Bindung der Fermente an ihre Substrate konnte besonders für proteolytische Fermente erwiesen werden. Frisches Fibrin bindet relativ große Mengen von Pepsin, Papaïn und Trypsin, aber auch von Diastase, so fest an sich, daß sie durch Auswaschen nicht entfernt werden können. Ähnliches wurde auch bei anderen Fermenten beobachtet. Für das Pepsin ergab sich sogar die auf den ersten Blick hin befremdende Tatsache, daß es an Stoffe, z. B. Seide, die es gar nicht angreift, gebunden werden kann. Im allgemeinen läßt sich ferner eine gewisse maximale Relation zwischen Ferment und Substrat feststellen; ist ein Maximum der Fermentwirkung erreicht, so kann es durch neue zugesetzte Fermentmengen nicht übertroffen werden. Diese Erscheinung ist im Sinne einer der Spaltung vorausgehenden Bindung zu verwerten.

Wir sehen also, daß den Fermentergatiden haptophore Gruppen zugesprochen werden müssen, deren Beschaffenheit allerdings zumeist eine relativ sehr einfache sein wird, da es sich ja um Bindung an so einfach organisierte Substanzen, wie z. B. die Kohlenhydrate, handelt. Die Differenz dieser zu den Plasmamolekülen, an welche sich die Toxine verankern, ist, wie OPPENHEIMER mit Recht hervorhebt, eine ungeheure; aber man kann der lebenden Substanz das Anpassungsvermögen an einfache Verhältnisse nicht absprechen. Für die synthetischen Ergatiden müssen zum Teil noch einfachere Gruppen gefordert werden. Die EHRLICHschen Vorstellungen vom Bau



der Toxine und Antikörper sind, was nicht übersehen werden darf, überhaupt erst möglich geworden durch die stereochemische Betrachtungsweise E. FISCHERS über den Bau der Fermente. E. FISCHER vergleicht das Ferment einem Schlüssel, der in das Schloß Substrat passen muß, um auf dieses überhaupt wirken zu können. Eine solche Vorstellungsweise steht natürlich in völligem Widerspruch zu allem, was wir über die Wirkung der anorganischen Katalysatoren wissen.

Weitere Tatsachen widersprechen gleichfalls dem Vergleich der Fermente mit Katalysatoren, lassen sie dagegen den Toxinen und Antikörpern aufs engste verwandt erscheinen. Zunächst ist der enorm komplizierte chemische Bau der Fermente zu berücksichtigen, der noch in keinem einzigen Falle genauer analysiert werden konnte, da es bis jetzt überhaupt nicht gelang, Fermente rein darzustellen. Neuerdings gibt übrigens PEKELHARING an, daß er Pepsin als chemisches Individuum isoliert habe; solange aber der Bau der Eiweißkörper noch nicht ermittelt ist, wird noch weniger der der Fermente sich feststellen lassen. Im allgemeinen erweisen sich die Fermente als Proteïnkörper, so z. B. die Diastase und das Trypsin. Dagegen hat man vom Pepsin und von der Invertase sehr wirksame Präparate erhalten, die keine Eiweißreaktion mehr gaben. Ebenso erwiesen sich die Coaguline nicht als zu den eigentlichen Eiweißkörpern gehörig, da sie z. B. die Biuretreaktion nicht und die MILLONsche Reaktion nur gering geben (PICK). Die Antitoxine scheinen Eiweißkörper zu sein (PICK). — Ganz unvereinbar mit dem Vergleich der Fermente mit den anorganischen Katalysatoren sind die Tatsachen der Reifung, Aktivierung und Abtötung der Fermente, in welchen Hinsichten sie sich jedoch aufs engste den Toxinen und Antikörpern anschließen. Zur Abtötung genügt oft schon geringe Temperaturerhöhung; so beginnt die Invertase bereits bei 20° zu zerfallen. Manche Gifte, z. B. Alkohol in bestimmten Graden, heben die Fermentwirkung völlig auf, ohne daß diese auf irgend eine Weise wieder restituiert werden könnte. Dasselbe gilt auch für das Austrocknen, wobei jedoch die Fermente in ihrem Nukleoalbumincharakter nicht verändert werden. Man hat keine Vorstellungen von den Ursachen, die den Tod, d. h. die völlige Inaktivierung bedingen. Tote Substanz kann aber nicht wieder belebt werden, denn lebende Substanz entsteht immer nur unter dem direkten Einflusse bereits vorhandener durch Assimilation. Das gilt ebenso wie für das Plasma im allgemeinen, auch für die Fermente im speziellen; die Fermente verhalten sich in allen wesentlichen Punkten wie die Zelle selbst, aus der sie stammen. Sie sind zwar meist weit weniger empfindlich für Gifte, was sich jedenfalls aus ihrer spezifischen Reifung erklärt; doch werden sie

z. B. auch durch Salizylsäure, Phenol, Thymol, Chloroform, Fluornatrium, Alkohol, Blausäure, Alkaloide und Gerbsäure beeinflußt. Die Giftwirkung ist je nach der Art des Ferments verschieden und am stärksten, wenn das Ferment innig an die Zellen gebunden ist, was z. B. für die Hefeninvertase, die den Rohrzucker in Glukose und Fruktose spaltet, gilt. Die Invertase kann von den frischen Hefezellen nur durch deren Schädigung gesondert werden, wie die Alexine nach METSCHNIKOFF von den Leukocyten; sie ist in wäßriger Lösung das empfindlichste aller Fermente. Die Erreger der Gärungen, die sich den Fermenten aufs engste anschließen, sind zum Teil, soweit sie überhaupt von den Zellen getrennt werden können, noch empfindlicher, so z. B. die Zymase.

Ebenso wie Gifte die Fermente in ihrer Funktion schädigen, wird diese durch Zusätze von Spuren von Salz und Säuren gefördert. Auch darin verhalten sich also die Fermente ganz wie das geformte Plasma selbst. Auch gegenseitig beeinflussen sie sich vielfach. So macht Pepsin fast alle anderen Fermente unwirksam. Schließlich ist als wichtigster Grund, der gegen den Vergleich der Fermente mit Metallen sowie auch mit den hydrolytisch wirkenden Säuren spricht, noch die bereits erwähnte Spezifität der Fermentwirkung anzuführen. Als charakteristisches Beispiel sei erwähnt, daß Zucker durch Diastase nur in Dextrin und Maltose gespalten wird. Bei diesen Produkten bleibt die Spaltung stehen, während Stärke durch Säuren unter geeigneten Bedingungen direkt in d-Glukose gespalten werden kann. Das teleologische Moment, die Beziehung der Fermentwirkung zum gesamten Stoffwechsel des Organismus, tritt also äußerst charakteristisch in den Vordergrund. Man kann nicht umhin, aus allen diesen Tatsachen auf eine völlig eigenartige Wirkungsweise der Fermente, die von einer chemischen und physikalischen wesentlich verschieden ist, zu schließen. Im folgenden soll dieselbe näher analysiert werden.

Die unter *D* dargelegte Ansicht vom Bau der Ferment- und Toxinmoleküle gibt zwar ein klares Bild vom äußeren Verlauf der Fermentationen und Intoxikationen, aber die eigentliche Wirkung der Moleküle wird dadurch auf keine Weise erklärt. Wir wissen nur, daß sie mittelst ihrer haptophoren Gruppen ganz bestimmte chemische oder biologische Stoffe an sich zu binden und sie mittelst der fermentativen oder toxophoren, allgemein gesagt: Arbeitsgruppen zu spalten vermögen. Die Bindung ist als chemischer Vorgang aufzufassen. Sie wird bei der Funktionsleistung wieder rückgängig gemacht, vermutlich auf Grund der Veränderungen

am Substrat, dessen Spaltprodukten die haptophore Gruppe nicht angepaßt ist. Die Spezifität der Fermentwirkung beruht ja gerade auf der ganz spezifischen Veranlagung der haptophoren Gruppen. Nach der Spaltung des oder der jeweilig angegliederten Substratmoleküle ist das Ergatid wieder selbständig und bindet nun an seine freie haptophore Gruppe neue Substratmoleküle, die wiederum gespalten werden u. s. w. Das Ergatid ist also nach Abschluß der Spaltungen von der gleichen Beschaffenheit wie zuerst. Daraus ergibt sich aber mit voller Sicherheit, daß der Fermentationsvorgang seinem ganzen Umfang nach nicht ausschließlich aus chemischen Prozessen bestehen kann. Würde durch die Bindung des Substrats eine Reihe chemischer Vorgänge eingeleitet, die sich am Ergatid abspielen und zum Schluß wieder nach außen wirken, so müßte das Ergatid selbst zersetzt werden. Als Stufenreaktion (siehe oben) könnte man den Prozeß nur deuten, wenn ein äußeres Agens nachweisbar wäre, das die Bindung des Substrats wieder rückgängig macht, womit zugleich die Spaltung verknüpft sein müßte. Ein solches äußeres Agens fehlt aber und es muß deshalb ein inneres, im Ergatid wirkendes Agens angenommen werden, das seinem Wesen nach aber keine chemische Energie sein kann, weil das Ergatid sich dabei unzersetzt erhält. Wir werden bei Besprechung der Synthesen sehen, daß auch hier (Kap. 8) von einer Zersetzung der lebenden Substanz bei der Funktion nicht die Rede sein kann (mit Loew u. a. gegen Pflüger, Verworn, Kassowitz u. a.), daß vielmehr in allen Fällen, wo lebende Substanz wirkt, dies unter vollkommener Erhaltung derselben geschieht, daher die Wirkung allein den echten katalytischen Prozessen verglichen werden kann. Nur entfällt in Wirklichkeit auch dieser von Loew verfochtene (siehe Näheres am Schluß des 8. Kapitels) Vergleich, wie oben dargetan ward; wir stehen also vor einem ganz eigenartigen Wirken der lebenden Materie.

Die Bindung des Substrats an die haptophore Gruppe wirkt nur als Reiz auf das Ergatid, dessen Wirkungsvermögen hierdurch angeregt wird. Mit Nägeli dieses Wirkungsvermögen als besonders intensive Molekularbewegung zu denken, liegt kein Grund vor, da gerade die Unzersetzlichkeit der Fermente, ihre große Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse (Temperatur, Gifte) nicht für besonders lebhafte Molekularbewegung spricht. Trotzdem sei, um den im Ergatid sich abspielenden Vorgang zu benennen, von einem Erregungszustand gesprochen, wie schon im Kap. 4 bei Besprechung der reduzierenden Plasmateilchen geschah und wie sich in Hinsicht auf die entsprechenden, so benannten Vorgänge in den Nerven emp-

fiehlt. Am deutlichsten tritt die Beziehung zu letzteren hervor, wenn man an die Befunde des 3. Kap. zurückdenkt. Die Kontraktion der Myofibrillen kommt durch Fermentwirkung der sogenannten fermentativen Teilchen auf das angegliederte Myin zu stande. Diese Fermentwirkung erfolgt aber auf Nervenreiz hin, welcher von den Ergatiden perzipiert und sogar auf andere, benachbarte Teilchen übertragen wird. In den Muskelfibrillen wirkt also ein von den herantretenden Nervenfasern ausgehender Zustand weiter. Auch die Funktion der reduzierenden Ergatiden in den Chlorophyllkörnern wurde von Reinke auf „Nervenkräfte" zurückgeführt. Diese Nervenkraftwirkung rüttelt am Gefüge der Kohlensäure, des Myins und der Fermentsubstrate; Spekulationen über ihr wahres Wesen seien hier nicht angestellt, was darüber noch ausgesagt werden kann, kommt in Kap. 9, 10 und 11 zur Sprache. Hier sei nur zum Schluß des Kapitels eine Übersicht über die Vorgangskette, die sich an den bis jetzt besprochenen fermentativen Ergatiden bei der Funktion abspielt, gegeben.

Die Fermentergatiden binden auf Grund freier Affinitäten der haptophoren Gruppen bestimmte Substrate an sich. Die Bindung — ein chemischer Vorgang — wirkt als Reiz, welcher im Ergatid den seinem Wesen nach unbekannten Erregungszustand auslöst. Der Erregungszustand äußert sich durch Vermittlung der Arbeitsgruppe gegen außen, d. h. gegen die angegliederten Substratmengen, die gespalten und zugleich von der haptophoren Gruppe entbunden werden. Diese spezifische Funktionsleistung erfährt bei den Reduktionen eine sehr bedeutende Unterstützung durch die am besten als katalytisch zu bezeichnende Wirkung der Hilfsgruppe. Bei den Kontraktionen wird die Funktionsleistung durch Nervenreize geregelt, die jedenfalls auch eine Verstärkung, wenn auch ganz anderer Art, des bereits gegebenen Erregungszustandes bewirken.

Literatur.

1902. **Aschoff, L.**, **Ehrlichs** Seitenkettentheorie und ihre Anwendung auf die künstlichen Immunisierungsprozesse. Zusammenfassende Darstellung, in: Zeit. allg. Phys. Bd. 1.

Bokorny, T., Protoplasma und Enzym, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 58.

1900. **Bordet, J.**, Les sérums hémolytiques, leur antitoxines et les théories des sérums cytolytiques, in: Ann. Inst. Pasteur. T. 14.

Weitere Literatur siehe bei **Aschoff.**

1901. **Bredig, G.**, Anorganische Fermente. Leipzig (Engelmann).

1900. **Buchner, H.**, Zur Kenntnis der Alexine etc., in: Münchner Med. Wochenschrift. Bd. 47.
Weitere Literatur siehe bei **Aschoff.**
1901. **Delezenne, —**, in: Ann. Inst. Pasteur. Bd. 15.
1898. **Dungern, v.**, Diagnostische Serumreaktionen, in: Münchner Med. Wochenschrift.
Andere Arbeiten ebenda 1899 und 1900.
1885. **Ehrlich, P.**, Das Sauerstoffbedürfnis des Organismus. Berlin.
1901. **Ehrlich, P.**, Die Schutzstoffe des Blutes, in: Deutsche Med. Wochenschrift.
1901. **Ehrlich, P.**, Über Toxine und Antitoxine, in: Therapie d. Gegenwart.
Weitere Literatur siehe bei **Aschoff.**
1899. **Ehrlich, P., & Morgenroth, J.**, in: Berliner Klin. Wochenschrift. Bd. 2.
1897. **Fermi, C., & Pernoni, L.**, Über die antienzymische Wirkung des Blutserums, in: Centralbl. Bakteriol. Bd. 22.
1898. **Fischer, E.**, in: Zeit. physik. Chemie. Bd. 26.
Green, —, in: Annals of botany. Bd. 7.
1897. **Green, —**, in: Phil. Transactions. Bd. 188.
1895. **Grenacher, H.**, Über die Nesselkapseln der Hydra, in: Z. Anz. Bd. 18.
1901. **Gruber, M.**, Zur Theorie der Antikörper [I. und II., in: Münchner Med. Wochenschrift. Bd. 48.
1898. **Haber, —**, in: Zeit. anorg. Chemie. Bd. 18.
1875. **Heidenhain, R.**, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 10.
1893. **Hildebrandt, H.**, Weiteres über hydrolytische Fermente, etc., in: Virchows Archiv. Bd. 131.
1881. **Hoppe-Seyler, —**, Lehrbuch der physiologischen Chemie.
Hoppe-Seyler, —, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 12.
1876—1880. **Kühne, —**, in: Verhandl. naturhistor.-med. Verein, Heidelberg, N. F. Bd. 1, 2, 3.
1865. **Liebig, —**, Chemische Briefe. 21. Brief.
1880 und 1882. **Loew, O.**, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 22 und 27.
1899. **Loew, O.**, Die chemische Energie der lebenden Zellen. München.
1882. **Mayer, A.**, Enzymologie. Heidelberg.
1895. **Mayer, A.**, Gärungschemie. Heidelberg.
1902. **Metschnikoff, E.**, Immunität bei Infektionskrankheiten. Jena (Übersetzung von **J. Meyer**).
Weitere Literatur siehe bei **Aschoff.**
1899 und 1900. **Morgenroth, J.**, Über die Antikörper der Labenzyme, in: Centralbl. Bakteriol. Bd. 26 und 27.
1879. **Nägeli, —**, Theorie der Gärung. München.
1875. **Nasse, —**, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 11.
1892 und 1894. **Nasse, —.**, in: Malys Jahrbücher.
1900. **Oppenheimer, C.**, Die Fermente und ihre Wirkungen. Leipzig.
1901. **Ostwald, W.**, Über Katalyse.
1898. **Pawloff. J. P.**, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden (Deutsch von **A. Walther**).
1900. **Pawloff, J. P.**, Rede in der russischen Ärztegesellschaft zu Petersburg, in: Gazette clinique de Botkine.
1902. **Pekelharing, —**, Mitteilungen über das Pepsin, in: Zeit. physiol. Chemie. Bd. 35.

1901. **Pick**, E., Zur Kenntnis der Immunkörper, in: Beitr. chem. Phys. Path Bd. 1.
1901. **Prowazek**, S., Zelltätigkeit und Vitalfärbung, in: Z. Anz. Bd. 24.
1899. **Schepowalnikoff**, —, Physiologie des Darmes. Petersburg.
1900. **Schneider**, K. C, Miteilungen über Siphonophoren. V. Nesselzellen, in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 12.
1902. **Schneider**, K. C., Vergleichende Histologie der Tiere. Jena.
1899. **Wagner**, J., in: Zeit. physik. Chemie. Bd. 28.
1903. **Wechsberg**, F., Über Immunisierung von Bakterien, in: Wiener Klin. Rundschau. Jahrg. 16.

6. Kapitel.

Atmung.

A. Intramolekulare Atmung (Gärung).

Die Atmung ist die Kraftquelle des Organismus. Wie sich der Organismus durch Fermentation Nährstoffe verschafft, schafft er sich Energie durch Atmung, die sich vorwiegend als Verbrennung des Kohlenstoffs zu Kohlensäure und des Wasserstoffs zu Wasser repräsentiert. Nur in einem einzigen Falle wird nicht vom Organismus selbst geschaffene Energie absorbiert und zur Arbeit verwertet; das ist bei der im Kap. 4 erörterten Kohlensäurereduktion durch Farbkörner der Pflanzen der Fall. Dagegen wird die dem gleichen Zwecke dienende Reduktionsenergie bei den Nitrobakterien durch Verbrennung von Ammoniak und salpetriger Säure gewonnen. Wir sehen hier an Stelle des Kohlenstoffs, der jedoch der wichtigste Verbrennungsstoff ist, andere chemische Stoffe und werden später noch weitere zu erwähnen haben.

Die Veratmung des Kohlenstoffs, die uns zunächst interessiert, kann sich auf doppelte Weise vollziehen. Entweder wird der zur Verbrennung nötige Sauerstoff der Luft entnommen und mit kohlenstoffhaltigen Verbindungen durch sogenannte Oxydasen in Verbindung gebracht. Dieser Modus stellt die eigentliche oder Sauerstoffatmung dar. Oder mit Hilfe von Gärungserregern, sogenannten oxydativen Fermenten, hier Enzyme genannt (siehe darüber Näheres im Kap. 5 und weiter unten), wird innerhalb einer Verbindung, z. B. im Zucker, eine Umlagerung des darin enthaltenen Sauerstoffs bewirkt, die zur teilweisen Verbrennung des Kohlenstoffs zu Kohlensäure führt. Dieser Modus repräsentiert die intramolekulare Atmung, die bei gewissen Organismen (Anaërobionten) die einzige ist, aber auch bei den übrigen (Aërobionten) eine große, zur Zeit vielfach noch nicht genügend gewürdigte Rolle spielt. Es sei hier mit Betrachtung der letzteren, die sich eng an die Fermentation anschließt, begonnen.

Die intramolekulare Atmung ist als Gärung*) schon lange bekannt. Ein typischer Gärungsprozeß ist die Alkoholgärung

*) Ausführliches siehe bei OPPENHEIMER, Die Fermente. 1900. Leipzig. Pag. 243 etc.

des Zuckers durch die Hefezellen, auf die hier näher eingegangen werden muß. Vergärbar sind nur die Zuckerarten mit 3, 6 und 9 Kohlenstoffatomen (Triosen, Hexosen und Nonosen). Die Vergärung wird bewirkt durch das Enzym der Hefezellen (Zymase) und verläuft nach der Formel:

$$C_6H_{12}O_6 = 2\ CO_2 + 2\ C_2H_5OH;$$

es wird also der Zucker zu Kohlensäure, unter gleichzeitiger Abspaltung von Alkohol verbrannt. Dieser Prozeß ist nicht hydrolytisch, wenigstens spielt das Wasser in Hinsicht auf die Endzustände keine Rolle dabei. Er ist auch keine typische Atmung, da zwar eine Verbrennung stattfindet, aber kein Sauerstoff aus der Luft aufgenommen wird. Er ist auch deshalb keine Fermentation, da zwar eine Spaltung ausgeführt, weder aber die Kohlensäure noch der Alkohol als Nährstoff verwendet werden. Für solche Vorgänge eigener Art, die für die Organismen ganz im allgemeinen (siehe unten) von der größten Bedeutung sind, empfiehlt sich die Beibehaltung der eingebürgerten Bezeichnung: Gärung. Gärungen sind also Spaltungen von Nährstoffen und charakterisiert durch beträchtliche, dem Organismus als Kraftquelle dienende Energieentwicklung.

Noch bis vor wenigen Jahren glaubte man die Gärungen direkt vom geformten Plasma, also von den Enzymträgern selbst abhängig. Es war kein Enzym bekannt, das außerhalb der Hefezellen den Zucker zu vergären vermocht hätte. Erst BUCHNER gelang es aus den Hefezellen durch Verreibung (also Zertrümmerung) und Pressung derselben einen Preßsaft zu gewinnen, der allein die Gärung bewirkte. Er enthielt also ein Enzym, das BUCHNER als Zymase bezeichnete. Von den Fermenten unterscheidet sich die Zymase, außer durch ihre Wirkung, durch ihre überaus große Empfindlichkeit gegen die meisten Plasmagifte, sowie durch die innige Beziehung zum Plasma, von dem sie nur durch Gewalt gesondert werden kann. Es ist deshalb die Zymase auch von manchen Forschern, die die ungeformten Fermente für leblose Sekrete halten, als aus lebenden Protoplasmasplittern bestehend aufgefaßt worden (z. B. von KASSOWITZ). Aber wie im Kap. 5 gezeigt wurde, bestehen auch die Fermente aus lebenden Ergatiden des Plasmas und die mehr oder minder innige Beziehung ausgereifter Ergatiden zum Plasma muß als völlig unwesentlich für deren Deutung als lebende oder tote Substanzen angesehen werden. Wir sahen auch, daß die Invertase, ein Ferment, das bis jetzt aus der *Monilia candida* nicht gesondert dargestellt werden konnte und auch anderen Bildnern (Hefezellen und anderen Pilzen) innig anhaftet, gegen Gifte und sonstige schädigende Einflüsse (Temperaturschwankungen) weit empfindlicher

ist als z. B. das Trypsin oder Pepsin, die durch Sekretion aus den Zellen ausgestoßen werden. Obgleich also dem Wesen nach die Zymase mit den Fermenten übereinstimmt, ist sie doch ihrer Wirkung nach von diesen verschieden und es empfiehlt sich daher, wie ich bereits im letzten Kapitel vorgeschlagen habe, auf sie und andere gärungserregende Ergatiden die Bezeichnung Enzym, die ganz überflüssigerweise auch für die Fermente Verwendung findet, einzuschränken.

Auch an den enzymatischen Ergatiden ist eine haptophore und eine Arbeitsgruppe, die hier als zymophore zu bezeichnen ist, zu unterscheiden. Die Wirkung der Enzyme ist wie die der Fermente in erster Linie Spaltung. Nur das Resultat der Spaltung ist ein völlig anderes. Denn während die Fermentwirkung aus chemischen Stoffen, die an sich vom Organismus weder zur Verbrennung noch zur Assimilation verwendet werden können, Nährstoffe schafft, zerstört im Gegenteil die Enzymwirkung zumeist ausgezeichnete Nährstoffe, um ihnen durch Umlagerung des Sauerstoffs Energie zu entnehmen. Nur in diesem Sinne kann die Zuckergärung beurteilt werden. Von Autoren, die sich eine andere Anschauung über die Bedeutung der Gärung gebildet haben, sei vor allem PASTEUR erwähnt. PASTEUR machte die bedeutsame Entdeckung, daß die Gärtätigkeit der Hefepilze (*Saccharomyces cerevisiae*, u. a. sp.) bei Mangel an atmosphärischem Sauerstoff weit lebhafter ist als bei reichlicher Sauerstoffzufuhr, während die Proliferation der Hefezellen sich umgekehrt verhält. Er zog daraus den Schluß, daß der bei Mangel an Sauerstoff gewissermaßen in einer Zwangslage befindliche Pilz den zur Entfaltung seiner vitalen Energie nötigen Sauerstoff dem Zucker entzieht. Er atmet nicht den Sauerstoff der Luft, sondern den des Zuckers ein, indem er ihn gewaltsam aus seinen Verbindungen löst, und verwendet ihn innerhalb des eigenen Organismus zur Verbrennung von Zerfallsprodukten; der entstehende Alkohol repräsentiert den nicht verwendeten Rest des Zuckers. Somit wäre der Hefepilz nur dann zur Vergärung gezwungen, wenn ihm die Luft entzogen wird, ein Fall, der häufig genug eintritt, da die Pilze für gewöhnlich am Boden der gärenden Flüssigkeit liegen. Dann führt der Pilz ein Leben ohne Luft („vie sans air").

Indessen ist diese Anschauung nicht haltbar, da sich herausstellte, daß der Zutritt freien Sauerstoffs die Gärung nur in sehr geringem Maße beeinträchtigt, während er dagegen allerdings die Hefevegetation fördert. Es geht daraus hervor, daß es nicht der Mangel an Sauerstoff ist, der die Gärung veranlaßt. Die Bedeutung der Gärung für den Stoffwechsel der Hefe muß demnach eine andere

sein als die der gewöhnlichen Atmung; sie bedeutet eine besondere Art des Energiegewinns, die durch die Aufnahme freien Sauerstoffs nicht notwendig aufgehoben zu werden braucht. Allerdings gilt das für manche andere Fälle. So gibt es *Mucor*-Arten, die in der Tat nur bei Luftabschluß vergären, für welche also PASTEURS Annahme zutrifft. Wiederum gibt es der Hefe sehr ähnliche Sacharomyceten, so z. B. *S. mycoderma*, die ausschließlich an der Luft leben und niemals den Zucker vergären, von dem sie sich aber nähren. Der Hefepilz ist also an eine bestimmte Art der Energiebeschaffung so gut angepaßt, daß er sie auch beibehält, wenn er sich scheinbar weit müheloser, durch Aufnahme des atmosphärischen Sauerstoffs, Verbrennungsenergie verschaffen kann. Er bleibt Anaërob, auch wenn sich ihm Gelegenheit zu aërobem Leben bietet. Darin zeigt sich eine eigenartige Veranlagung, die indessen noch weit übertroffen wird von jenen Spaltpilzen, die überhaupt die Anwesenheit atmosphärischen Sauerstoffs nicht vertragen und daran zu Grunde gehen (obligate Anaëroben, im Gegensatz zu den fakultativen, zu denen die Hefepilze gehören).

KASSOWITZ bestreitet die Bedeutung der Zuckergärung als einer Energiequelle ebenso wie die Ansicht PASTEURS, daß dem Zucker durch die Gärung Sauerstoff zur Verbrennung von Zerfallsprodukten entrissen wird. Nach ihm wird der Zucker bei Sauerstoffmangel in gleicher Weise assimiliert, wie bei Zutritt von Sauerstoff. Er wird zu sauerstoffarmen oder sauerstofffreien Kohlenwasserstoffketten, welche am Aufbau der lebenden Substanz partizipieren, reduziert und der frei gewordene Sauerstoff findet zur Oxydation von Zerfallsprodukten der lebenden Substanz Verwendung. Da nun die Menge des Sauerstoffs bei der anaëroben Lebensweise nicht zur völligen Verbrennung aller Kohlenstoffatome zu Kohlensäure hinreicht, so wird ein Teil derselben nur zu Alkohol verbrannt (veratmet) und als solcher nach außen abgegeben. Also sind sowohl die Kohlensäure wie auch der Alkohol nicht direkte Spaltungsprodukte des Zuckers, sondern entstehen auf Umwegen durch den eigentlichen vitalen Stoffwechselprozeß der Hefezellen.

Diese Hypothese ist jedoch gleichfalls völlig unhaltbar, wie ohne weiteres daraus hervorgeht, daß auch das Enzym der Hefezellen allein die Spaltung bewirkt. Vital ist zwar der Gärungsvorgang, aber vital im hier vertretenen Sinne, gemäß welchem auch die Fermentationen typische vitale Prozesse sind. Der Zucker, welcher der Vergärung anheimfällt, ist für die Ernährung der Pilze verloren; die Gärung bedeutet die Verwendung eines kostbaren Nährstoffes zur Energiegewinnung für Synthesen und Reduktionen etc., kurz für die übrigen

Stoffwechselvorgänge. Neben der durch Vergärung entstandenen Kohlensäure läßt sich die durch die eigentliche Atmung gebildete nachweisen. Wenn nun auch nicht bezweifelt werden kann, daß die Gärung eine Kraftquelle vorstellt, so bleibt doch die Andauer der Gärung auch bei Zutritt freien Sauerstoffs erstaunlich. Sie erscheint überflüssig angesichts der Tatsache, daß zugleich Verbrennungen durch den freien Sauerstoff sich vollziehen und daß gerade diese letztere Kraftquelle weit ausgiebiger ist als die Gärung, da die Vegetation stark begünstigt wird. Indessen gibt es Gründe, die die Gärungen in einem anderen Licht erscheinen lassen.

Es ist schon lange bekannt, daß in höheren Pflanzen auch bei Sauerstoffabschluß Kohlensäure entwickelt wird. Gewisse Stoffwechselvorgänge sind also unabhängig vom Zutritt des freien Sauerstoffs; allerdings ist bis jetzt nicht genauer bekannt, welche Vorgänge das sind. Man weiß nur, daß Wachstum und Plasmaströmung*) von der eigentlichen Atmung abhängen. Daß Fermentwirkungen auch ohne die letztere andauern, kann nicht überraschen, da sie ja keine Energiezufuhr erfordern; das gleiche gilt für die Kohlensäurereduktion in den Farbkörnern, welche die zur Reduktion nötige Energie auf besonderem Wege beziehen. Es bleibt also die Frage, welchem Zwecke der Energiegewinn bei der intramolekularen Atmung dient, hier offen. Sie ist neueren Untersuchungen entsprechend direkt der Gärung vergleichbar. Es wird außer der Kohlensäure auch Alkohol gebildet, und zwar stehen die entwickelten Mengen beider Stoffe im gleichen Verhältnisse zueinander wie bei der Hefegärung. GODLEWSKI und POLZENIUSZ haben diesen interessanten Nachweis an Samen, vor allem an Erbsen, geführt. Sie zeigten ferner, daß das bei der intramolekularen Atmung vergorene Material Kohlenhydrate, und zwar Stärke oder Zucker sind; es kann demnach auch keinem Zweifel unterliegen, daß die höheren Pflanzen Enzyme bilden, die mit der Zymase eng verwandt sind.

Ein klareres Urteil über die Bedeutung der intramolekularen Atmung erhält man bei Berücksichtigung der Tiere. Auch bei diesen spielt intramolekulare Atmung eine bedeutsame Rolle. Daß Muskeln im sauerstofffreien Raume zucken, ist lang bekannt; wir wissen auch, daß dabei Zucker, beziehungsweise die Glykogenvorräte der Muskelfasern verbraucht werden. Über Alkoholbildung ist nichts bekannt; dagegen wird Milchsäure gebildet, die auf die Kohlenhydrate zurück-

*) Bei *Chara* dauert indessen die Plasmaströmung bei Sauerstoffmangel bis zu 72 Stunden, bei Nitella bis zu 60 Stunden an (G. RITTER).

geführt werden muß (siehe die eingehende Besprechung im Kapitel 3). Da nun bei Sauerstoffentziehung keine Unterbrechung der Muskelkontraktion eintritt, so liegt der Schluß nahe, daß die letztere überhaupt ganz im allgemeinen von der eigentlichen Atmung unabhängig ist. Bemerkt sei jedoch, daß für die Arbeitsleistung der Sarkfäden nicht dasselbe gelten dürfte, da nach KÜHNE sich Protozoen nur in sauerstoffhaltigem Wasser zu bewegen vermögen. Trotzdem drängt sich die äußerst bedeutungsvolle Annahme auf, daß die intramolekulare Atmung eine allen Organismen gemeinsame und notwendige Quelle des Energiegewinns ist, an welche bestimmte Funktionen untrennbar gebunden sind. Dieser Ansicht neigt z. B. PFEFFER zu, wenn er in seiner Physiologie Band I., pag. 555, sagt: „In Anpassung an verschiedene Lebensweisen und Aufgaben ist die der Anlage nach nirgends fehlende anaërobe Stoffwechseltätigkeit*) in sehr verschiedener Weise ausgebildet und nutzbar gemacht.“

Man könnte sogar in Hinsicht darauf, daß durch intramolekulare Atmung bei manchen Organismen alle nötige Energiezufuhr bestritten wird, annehmen, daß die intramolekulare Atmung die ursprüngliche primäre Energiequelle repräsentiert; um so mehr als die obligaten Anaëroben sich nur unter den niedersten Organismen, den Spaltpilzen finden. Die Ausnutzung des freien atmosphärischen Sauerstoffs erschiene dann als sekundäre Anpassung, ebenso wie die Ausnutzung des Lichts durch die farbigen Pflanzen als sekundäre Anpassung betrachtet werden kann. In dieser Ansicht bestärken jene weiter unten zu besprechenden Gärungen bei denen freier Sauerstoff zu Hilfe genommen wird. Es gibt übrigens selbst unter den Metazoen Formen, welche als fakultative Anaëroben zeitweise völlig ohne freien Sauerstoff auszukommen vermögen. Es sind das die Eingeweidewürmer, vor allem die Askariden und Taenien, die im sauerstofffreien Darminhalt leben und auch, was besonders für die Askariden gilt (BUNGE), sich lebhaft bewegen, also einen energischen Stoffumsatz haben, wie er jedoch gewöhnlich bei Anaëroben nicht beobachtet wird. Die Darmparasiten leben allerdings unter exzeptionellen Bedingungen, indem ihnen aus dem Darminhalt Nährstoffe in großen Quantitäten zur Verfügung stehen. Auch hat man nachgewiesen, daß im Körper der Askariden und vor allem der Taenien Glykogenvorräte von enormer Größe, die beinahe die Hälfte der Leibessubstanz ausmachen können, aufgespeichert sind; sie liefern bei der Vergärung neben der Kohlensäure Valeriansäure (WEINLAND).

*) Im Original nicht unterstrichen.

Ein solcher Überfluß an veratembarem Material kann auch die Energiebedürfnisse für Wachstum und Vermehrung decken; für gewöhnlich erfordern diese aber die Inanspruchnahme des atmosphärischen Sauerstoffs.

Selbst unter den Vertebraten finden sich Formen, welche in sauerstofffreier Luft stundenlang ausdauern. So hat PFLÜGER Frösche in reinem Stickstoff bis über 20 Stunden lebend erhalten und beobachtete an ihnen bis über zwölf Stunden volle Beweglichkeit. Von Avertebraten, die kurze Zeit anaërob leben können, seien noch folgende erwähnt. Bei Muscheln (*Tapes decussata*) fand PIERI Lebensfähigkeit durch drei bis acht Tage in Stickstoffatmosphäre. Schmetterlingslarven erholen sich nach zwölfstündigem Aufenthalt in Wasserstoffatmosphäre wieder (NEWPORT). Für Blutegel konstatierte BUNGE Andauer des Lebens in ausgekochtem Wasser für vier Tage; er fand ferner, daß *Gordius* nach einer Sauerstoffentziehung durch 24 Stunden hindurch, während welcher er seine Bewegungen einstellt, wieder zur vollen Lebenstätigkeit zurückkehrt. Daraus geht hervor, daß das rasche Absterben vor allem der Insekten und warmblütigen Vertebraten bei Sauerstoffentziehung auf besonderen Bedingungen beruht, die wohl mit Recht als Anpassungen zu bezeichnen sind.

Es ergibt sich somit als sehr wahrscheinlich die obligatorische Bedeutung der intramolekularen Atmung, die wohl überall sich als Vergärung von Kohlenhydraten (beziehungsweise kohlenhydratartigen Spaltprodukten des Eiweißes) darstellt. Wo Glykogen, wie es bei den Tieren der Fall ist, in Betracht kommt, wird es durch ein isolierbares, noch nicht genauer bekanntes Enzym nach Art der Zuckergärung zu Kohlensäure und Milchsäure (beziehungsweise Valeriansäure bei Askariden) vergoren. Durch die intramolekulare Atmung werden bestimmte Vorgänge des Stoffwechsels vermittelt, so vor allem die Funktion der Muskelfibrillen bei den Tieren. Welche Vorgänge bei den Pflanzen durch sie betrieben werden, ist zur Zeit nicht anzugeben. Die intramolekulare Atmung kann unter bestimmten Bedingungen dauernd oder zeitweise zur ausschließlichen Energiequelle des Betriebs werden; jedoch wohl nur dann, wenn besonders günstige Ernährungsbedingungen, wie z. B. für die Hefe und für die Darmparasiten, sich darbieten. Da allein unter den niedersten Organismen obligate Anaëroben vorkommen, so ist vielleicht der Schluß erlaubt, daß ursprünglich alle Organismen Anaëroben waren; die Anahme läßt sich wenigstens stützen, daß beim ersten Auftreten der Organismen überhaupt hervorragend günstige Lebensbedingungen herrschten, die einen verschwenderischen Verbrauch von Lebensmitteln gestatteten. Die aërobe Lebensweise, d. h. die Verwertung des Luftsauerstoffs, wäre dann eine

sekundäre Anpassung und darauf zurückzuführen, daß bei Verschlechterung der Existenzbedingungen die Nährstoffe nicht zur Beschaffung aller nötigen Energie, bei der unvollkommenen Ausnutzung ihrer Spannkräfte durch die Gärung genügten. Diese Anpassung hat sich so weit befestigt, daß eine der wichtigsten aller vitalen Funktionen, die Assimilation, fast allgemein die Zufuhr von freiem Sauerstoff voraussetzt und überhaupt die aërobe Lebensweise die fast ausschließliche geworden ist.

B. Sauerstoffatmung.

Von der intramolekularen Atmung gibt es Übergänge zur eigentlichen oder Sauerstoffatmung. Die Sauerstoffatmung charakterisiert sich als Aufnahme des atmosphärischen Sauerstoffs in die Zellen und als Verwendung desselben zur Oxydation von chemischen Stoffen (Atmungsstoffen), die nur zum Teil Nährstoffe sind, zum anderen Teil, da ihnen jede Bedeutung für die Ernährung des Organismen abgeht, als Brennstoffe bezeichnet werden müssen. Wie sich im einzelnen die Verbrennungen vollziehen, ist noch ganz unbekannt. Man nahm zunächst in Hinsicht auf die Tiere an, daß die Atmungsstoffe im Blut direkt durch den atmosphärischen Sauerstoff oxydiert werden. Später wurde der Nachweis geliefert, daß im Blut nur Oxydationen innerhalb der Blutzellen sich vollziehen; im Serum erfolgen keine Verbrennungen. Daraus ergab sich die ausschließliche Verwendung des Sauerstoffs in den Zellen; aber auch hier konnte es sich nicht um einfache Verbrennungen handeln. Denn die Nährstoffe (Zucker, Fett, Eiweiß) werden vom atmosphärischen, molekularen Sauerstoff nicht ohne weiteres oxydiert. Es bedarf dazu der Zerlegung desselben in seine Atome, also der Aktivierung des Sauerstoffs. Da man nun in den Geweben reduzierende Substanzen nachweisen konnte, so wurde die Hypothese aufgestellt, daß bei diesen Reduktionen des molekularen Sauerstoffs aktiver Sauerstoff entwickelt werde, der sofort zur Verbrennung der Nährstoffe Verwendung finde. Aber die zu solcher Arbeit fähigen Autoxydatoren (Reinke) lassen sich nicht überall nachweisen; vor allem ist es jedoch bis jetzt nicht gelungen, überhaupt aktivierten Sauerstoff in den Geweben anzutreffen. Dieser würde auch, nach Loew, eher das lebende Plasma selbst als die schwer oxydierbaren Nährstoffe angreifen. Somit kann die Autoxydatorenhypothese nicht aufrecht erhalten werden.

Eine andere Hypothese nimmt an, daß die Verbrennungen durch Sauerstoffüberträger nach Art anorganischer Katalysatoren vermittelt werden (Traube, Claude Bernard), ohne daß es dabei zur Bildung naszierenden Sauerstoffs kommt. Die bis jetzt in den Geweben nach-

gewiesenen reduzierenden Substanzen werden als Fermente gedeutet, deren Wirkungsvermögen man ja auch vielfach als ein katalytisches auffaßt, was jedoch, wie im Kap. 5 gezeigt wurde, unrichtig ist. Es wird sogleich näher auf diese sogenannten Fermente, die man speziell als Oxydasen bezeichnet, einzugehen sein; bemerkt sei, daß LOEW, ohne ihre Existenz zu bestreiten, ihnen doch nur eine untergeordnete Rolle zuschreibt, da sie zur Oxydation des Zuckers etc. nicht die nötige Energie besitzen sollen. Nach ihm ist es das lebende Plasma selbst, das die eigentlichen Atmungen ausführt; er bezeichnet es direkt als Oxydase. Indessen ist diese Flucht zu einem unbekannten Faktor, wie es das lebende Plasma der Autoren vorstellt, um so unberechtigter, als auch LOEW die Wirkung des Plasmas als katalytische betrachtet und sie somit direkt der Fermentwirkung vergleicht; man hätte sich also auch bei Akzeptierung seiner Anschauungsweise vorzustellen, daß im Plasma noch unbekannte oxydative Fermente, Oxydasen besonders wirksamer Art vorliegen müßten, deren Nachweis und Isolation wie bei der Zymase früher oder später gelingen würde.

An der Abhängigkeit der Sauerstoffatmung von Oxydasen kann kein Zweifel sein; aber ebensowenig kann es einem Zweifel unterliegen, daß die Oxydasen keine Katalysatoren vorstellen. Sie mit Fermenten zu vergleichen ist durchaus berechtigt; da aber deren Wirkung keine katalytische ist — oder wo eine katalytische Wirkung der Fermente doch nachgewiesen werden kann, diese ihnen nur als Nebenfunktion anhaftet — so erscheint von vornherein die Deutung der Oxydasen als Katalysatoren unberechtigt. Wir sehen aber auch sofort bei näherer Betrachtung der in den Geweben sich abspielenden Oxydationen, daß sie durchaus spezifische sind. Während gerade die schwer oxydierbaren Nährstoffe oxydiert werden, gilt gleiches nicht für sehr leicht oxydierbare andere Stoffe. Es entweichen unverbrannt aus dem Körper Dämpfe von Alkohol und Äther, phosphorige Säure, flüchtige Kohlenwasserstoffe und sogar das leicht entzündliche Wasserstoffgas. Oxalsäure passiert den Körper, ohne oxydiert zu werden. Während *l*-Weinsäure und Mesoweinsäure fast völlig oxydiert werden, fällt die Oxydation der *d*-Weinsäure und Traubensäure dem Organismus augenscheinlich sehr schwer; dasselbe gilt auch für die Ameisensäure, für Aceton, Hydrochinon, Phenylessigsäure, Naphthoësäure, Benzol, Benzidin, Tannin, Cyanin. In Hinsicht auf diese bemerkenswerten Tatsachen sagt LOEW mit Recht: „Wie schwach erscheint also in vielen Fällen das Oxydationsvermögen des Protoplasmas und dann wieder wie intensiv, wenn Zucker und Fett den normalen Atmungsvorgang unterhalten!“ Die Spezifität erhellt auch daraus, daß trotz Überschusses an Sauerstoff viele Substanzen nicht zu den höchst oxydierten Stoffen verbrannt werden. So können die

Nitritbakterien den Ammoniak nur zu salpetriger Säure verbrennen und es bedarf der Nitratbakterien, um aus letzterer Salpetersäure zu erzeugen. Zahlreiche Beispiele ließen sich noch im gleichen Sinne anführen. Aber gerade die sich daraus ergebende Spezifität der Oxydationen ist ein direkter Beweis gegen die Beurteilung derselben als Katalysen.

Dazu kommt noch der Befund SPITZERS, daß die bei Anwesenheit von atmosphärischem Sauerstoff oxydativ wirkenden Substanzen bei Mangel an jenem die oxydierten Stoffe wieder reduzieren, woraus auf so starkes Reduktionsvermögen der sogenannten Katalysatoren zu schließen ist, daß die Abgabe des aufgenommenen Sauerstoffs an dysoxydable Stoffe ganz unverständlich bleibt. Demnach muß der Verbrennungsprozeß komplizierter sein, als man ihn sich gewöhnlich vorstellt, und es bleibt zum Verständnis nur übrig, den allgemein akzeptierten Vergleich der Oxydasen mit Fermenten konsequent durchzuführen. Die Veratmung ganz bestimmter Nähr- und Brennstoffe wird darauf beruhen, daß die Oxydasen nicht allein den Sauerstoff, sondern auch die Atmungsstoffe selbst an sich binden und nun deren Oxydation durch ihre vitale Tätigkeit vermitteln. Daß in der Tat nur so und in keiner anderen Weise die Wirkung der Oxydasen aufgefaßt werden darf, geht daraus hervor, daß es zwischen der echten Enzymwirkung und der der Oxydasen Übergänge gibt, die zugleich als Mittelglieder zwischen intramolekularer und Sauerstoffatmung gedeutet werden können. Es handelt sich um Gärungen, die sich eng an die Zuckergärung anschließen, aber nur unter Aufnahme freien molekularen Sauerstoffs vor sich gehen. Man nennt diese Gärungen oxydative Gärungen.

Eine solche oxydative Gärung ist die Essigsäuregärung. Bei dieser wird Alkohol unter Aufnahme von Sauerstoff durch den Spaltpilz *Bacterium* (*Mycoderma*) *aceti* in Essigsäure und Wasser verbrannt. Ein Enzym ist zwar für diese eigenartige Gärung noch nicht nachgewiesen, es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß, wie auch OPPENHEIMER meint, enzymatische Ergatiden wirksam sind, deren Isolierung von den Bakterien mit der Zeit wahrscheinlich ebenso gelingen wird, wie die der Zymase von den Hefepilzen. Das gleiche gilt auch für die entsprechenden Oxydationsgärungen von Zucker zu Oxalsäure durch *Sacharomyces hanseni* oder zu Zitronensäure durch *Citromyces pfefferianus*. Die Verbrennung ist nur eine unvollkommene, da keine Kohlensäure gebildet wird. Sie verläuft bei der Essigsäuregärung nach der Formel:

$$CH_3 \cdot CH_2 \cdot OH + 2O = CH_3 \cdot COOH + H_2O.$$

Ist der Alkohol verbrannt, so kann auch die Essigsäure selbst vergoren werden und es wird nun Kohlensäure entwickelt. Daß es sich dabei um den Gewinn von Betriebsenergie handelt, ist nicht zu bezweifeln; bemerkenswert ist nur die Verwendung des freien Sauerstoffs, wodurch sich ein wichtiger Unterschied zur Alkoholgärung, beziehungsweise zur intramolekularen Atmung ergibt. Wie die Zymase den Zucker an sich bindet und nun mit ihrer zymophoren Gruppe auf ihn einwirkt, so wird von den haptophoren Gruppen der in Frage kommenden Ergatiden bei der Essigsäuregärung nicht allein der Alkohol, sondern auch der molekulare Sauerstoff gebunden werden; bei Einwirkung der zymophoren Gruppe kommt die Umsetzung zwischen beiden Stoffen zu stande. In Anschluß an diese Vorstellung gewinnen wir ohne weiteres ein Verständnis für die Verbrennungen innerhalb der Gewebe, welche die eigentliche Atmung ausmachen.

Man hat in den letzten Jahren (zuerst GABRIEL BERTRAND) vielfach nachgewiesen, daß Auszüge aus pflanzlichen und tierischen Geweben Oxydationsvorgänge bewirken, die an bestimmte Körper, sogenannte Enzyme oder Oxydasen, gebunden erscheinen. So findet sich in tierischen Zellen, und zwar in Leber, Lunge und Milz vor allem, die sogenannte Salizylase, welche das Salizylaldehyd zu Salizylsäure oxydiert. Von den Pflanzen ist die Lakkase, die im tonkinesischen Lackbaum (*Rhus vernicifera*) vorkommt, am besten bekannt. Sie vermittelt die Oxydation des gelben Rindensaftes zu dem schönen tiefschwarzen Lack. Auf andere minder genau bekannte Oxydasen sei hier nicht eingegangen (siehe Näheres bei OPPENHEIMER); dagegen muß auf einen Befund SPITZERS hingewiesen werden, der von der größten Bedeutung ist. Er fand nämlich, daß die von ihm hergestellten oxydativ wirkenden Gewebsextrakte Nukleïnproteïde (eisenhaltige Phosphorproteïde) enthalten, welche nur von Kernbestandteilen, und zwar speziell vom Nukleom (sogenanntes Chromatin), abgeleitet werden können. In ihnen befindet sich das Eisen in fester, eigenartiger organischer Bindung, was auch noch für die ersten künstlich erzeugten Spaltungsprodukte dieses Proteïds gilt, die gleichfalls die Oxydation, wenn schon nur in geringem Maße, vermitteln. SPITZER glaubt, daß der Eisengehalt das Oxydationsvermögen dieser Proteïde bedingt. Alle von ihm aus den verschiedensten Geweben gewonnenen Oxydasen waren solche Nukleïnproteïde; doch war ihr Oxydationsvermögen nicht gleich stark; am stärksten oxydierten Leberextrakte. Sie wirken unerschöpflich gleich den Fermenten und Enzymen; durch Cyankalium und Hydroxylamin werden sie gelähmt, beziehungsweise ganz vernichtet. Nach mehrfacher Extraktion bleibt in den Zellen doch immer noch die oxydierende Wirkung zurück, was mit den

weiter unten mitzuteilenden Befunden am Nukleom gut im Einklang steht. SPITZER spricht sich über die Art des Oxydationsvorganges nicht bestimmt aus. Er glaubt, daß die Extrakte ihrer Beschaffenheit nach nicht wesentlich verschieden sind von den Substanzen, die dauernd dem geformten lebenden Plasma anhaften; doch hält er sie für tote Substanzen gleich den Fermenten. Interessant ist noch der Nachweis, daß die Extrakte bei Abschluß der Luft selbst reduzierend wirken, und zwar auch auf die Stoffe, die sie bei Luftzutritt oxydierten. Es geht daraus die große Affinität der Oxydasen zum Sauerstoff hervor.

Wenn sich diese Befunde, denen, soweit mir bekannt ist, bis heute nicht widersprochen wurde, bestätigen sollten, so hätten wir im Nukleom des Kernes ein Oxydationswerkzeug zu sehen. Diese wichtige Folgerung ist bereits von J. LOEB gezogen worden. Wir gewinnen durch sie zum erstenmal ein Verständnis für die hervorragende Bedeutung, welche dem Nukleom, wie aus den morphologischen Befunden zu schließen ist, unter den Zellsubstanzen zukommt und sich bei den Teilungsvorgängen so überaus drastisch bemerkbar macht. Der Gedanke, daß das Nukleom nur Vererbungsträger sei, ist ja bereits so gut wie aufgegeben, da einerseits nachweislich auch andere Zellbestandteile bei der Teilung in kaum minder sorgfältiger Weise auf die Tochterzellen zu gleichen Teilen übertragen werden (siehe meine Histologie) und anderseits durch künstliche Zerlegung der Zellen in kernhaltige und kernlose Stücke die physiologische Bedeutung des Kerns für das gewöhnliche Zellleben voll erkannt wurde. Bevor auf diese Befunde eingegangen werden kann, muß zunächst betrachtet werden, was wir über das Nukleom Genaueres wissen.

C. Das Nukleom (sog. Chromatin).

Das Nukleom besteht aus kleinen, mit basischen Farbstoffen färbbaren Körnern (Nukleïnkörner), welche sich mehr oder weniger dicht am fädigen Gerüst innerhalb des Kerns verteilen. Bei der Kernteilung ordnen sie sich auf einer bestimmten Zahl von Fäden zu einem dichten Überzug an und bilden die bekannten Kernschleifen (Miten, sogenannte Chromosomen), welche eine Längsspaltung erfahren und auf die beiden Spindelhälften verteilt werden. Aus der Längsspaltung der Schleifen glaubte man vielfach auf eine Vermehrung der Körner durch Teilung schließen zu dürfen. Indessen, wenn auch eine derartige Vermehrung meines Erachtens unbedingt angenommen werden muß, da die Nukleïnkörner als lebende Gebilde aufzufassen

sind, so hat doch die Längsspaltung der Schleifen direkt nichts damit zu tun, da sie nur eine sekundäre Zerlegung zusammengesetzter Elemente in präformierte und primär selbständige Teilelemente repräsentiert (siehe meine Histologie). Auch die Angaben Eisens über Vermehrung der Nukleïnkörner können wohl kaum als beweisend gelten. Für die vitale Natur*) der Körner spricht die Beobachtung von Reifungsvorgängen. Wie vielfach dargelegt wurde, steht das Nukleom zu den Nukleolen, die gewöhnlich in der Einzahl in den Kernen vorkommen, in genetischer Beziehung. Ich habe in meiner Histologie verschiedene Beispiele beschrieben (Fig. 25), die neben anderen, von anderer Seite (vor allem von Häcker) mitgeteilten erweisen, daß die Nukleolen aus Summen verklebter Nukleïnkörner hervorgehen und den Funktionszustand des Nukleoms darstellen. Innerhalb der Nukleolen (Fig. 26) nimmt das Nukleom abweichendes chemisches Verhalten an; es wird zum Paranukleom (sogenanntem Paranukleïn oder Pyrenin), das sich mit sauren Farbstoffen leichter färbt als mit basischen. Indessen zeigt die Färbbarkeit der Nukleolen nicht allein bei verschiedenen Zellarten, sondern auch oft in ein und derselben Zelle, z. B. in Eizellen, Differenzen. Bei den Zellteilungen kommt es zur Degeneration der Nukleolen**), die hierbei ihre Form in bizarrer Weise ändern können; zugleich verliert sich die Färbbarkeit. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß innerhalb der Nukleolen Substanz verflüssigt wird. Es treten Vakuolen auf, die ihren Inhalt nach außen entleeren. Eine Rückverwandlung des Paranukleoms in das Nukleom, die von mancher Seite (Carnoy, Lubosch z. B.) behauptet wird, muß ich entschieden in Abrede stellen. Zahlreiche Angaben sowie meine eigenen Befunde erweisen das Gegenteil evident.

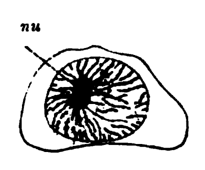


Fig. 26. Felis domestica, Urgenitalzelle. *nu* Nucleolus. Nach K. C. Schneider.

Vergleichen wir diese Befunde mit denen an Sekretkörnern (siehe auch die Befunde über Dotterkörner u. a. im Kap. 7), so erscheinen die Nukleïnkörner als jugendliche Elemente (Plastiden),

*) Erwähnt sei auch die von Flemming beschriebene Verfärbung der Nukleomiten (Chromosomen) während der Mitose, deren Bedeutung ganz unbekannt ist.

**) Nach Strasburger sollen die Nukleolen bei den Teilungen das Material für die Spindelfasern liefern. Nach Grégoire ist das zwar nicht der Fall, aber die in Kern und Sark bei der Teilung sich ergießenden, von den Nukleolen stammenden Nukleoalbuminsubstanzen sollen nach ihm das Gerüst zur Tätigkeit reizen und derart starke Wachstumsbewegungen (Spindelbildung) einleiten. Ihre Funktion wäre demnach gleich der der Centralkörner (siehe Kap. 10), die ja auch manche Autoren von den Nukleolen ableiten. Alle diese Ansichten erscheinen mir unhaltbar.

die unter Zusammentritt mit anderen die Nukleolen bilden, innerhalb dieser ihre Reifung durchmachen und zuletzt verflüssigt werden. Die Nukleolen sind als Reifungsstätten des Nukleoms anzusehen. Das flüssige Endprodukt, das aus dem Kern ins Sark gelangt und hier seine Tätigkeit entfaltet, stellt eine Oxydase vor, deren freie Ergatiden die Oxydation von Nährstoffen vermitteln. Es scheint, daß in manchen Fällen auch Nukleolen oder Trümmer solcher ins Sark gelangen, wo ihre Verwendung noch unbekannt ist. Von vielen Seiten wurde die Ableitung spezifischer Sarkgranulationen, z. B. der Nisslschen Schollen, der Keratohyalinkörner,

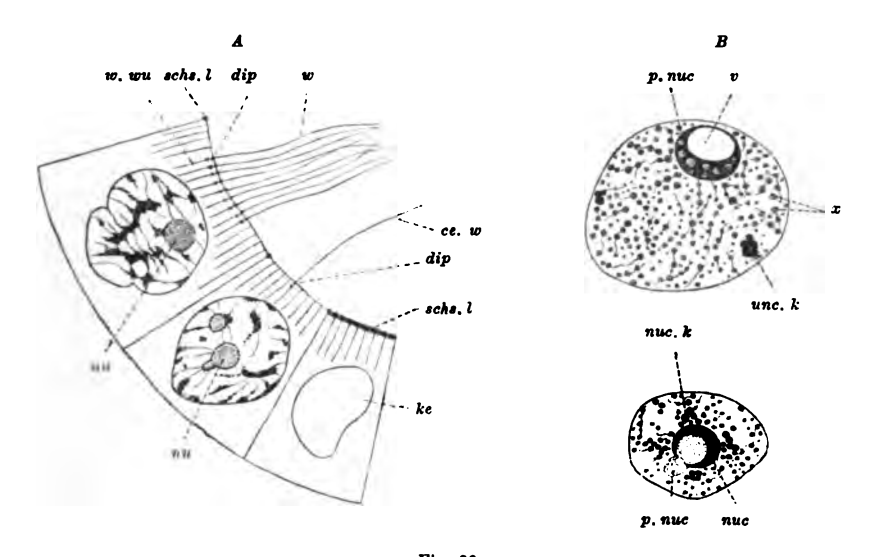


Fig. 26.
Nukleolen. *A* von **Salamandra** (Gallengangzellen), *B* von **Cerebratulus** (Eizellkerne). *ke* Kern, *nu* Nukleolen, zum Teil mit Nukleomrinde *nuc*, *nuc. k* Nukleïnkörner, *x* davon ableitbare Granulationen, *p. nuc* Paranukleom, *v* Vakuole, *w* Wimpern, *ce. w* Centralwimper, *dip* Doppelkörner (Centralkörner), *w. wu* Wimperwurzeln, *schs. l* Schlußleisten. Nach K. C. Schneider.

der Dotterkörner u. a., von den färbbaren Kernsubstanzen behauptet. Indessen ist noch nicht einmal die behauptete Ausstoßung letzterer in allen Fällen sicher erwiesen. Wenn sie vorkommt, was nicht bestritten werden soll, wird man nur auf besonders intensiven Stoffwechsel innerhalb des Sarks schließen dürfen. Die ausgestoßenen Brocken werden jedenfalls im Sark in gleicher Weise sich verflüssigen, wie es beim Verbleib im Kern der Fall ist. Sicher nachgewiesen ist nur der Austritt flüssiger Substanz aus dem Kern. Dieser ergibt sich aus vielen Befunden.

Haberlandt und Korschelt vor allem haben gezeigt, daß der Kern sich gewöhnlich in der Nähe jener Punkte des Zellleibs vor-

findet, an denen besonders lebhafte Stoffwechselvorgänge, z. B. Wachstumsprozesse, sich abspielen. NESTLER zeigte das Wandern der Kerne bei Wundheilung höherer Pflanzen nach den Bildungsstätten. In Eizellen ist häufig die Kontur des Kerns lokal eine unbestimmte, ja manchmal erscheint der Kern einseitig in Pseudopodien ausgezogen, z. B. bei Insekten. Das gleiche gilt für manche Drüsenzellen und in seltenen Fällen auch für Nervenzellen. Die ausgefranzte Kontur (Fig. 27) wendet sich gegen jene Sarkstelle, wo die Entwicklung des Dotters oder Sekrets beginnt. An solchen Bildungsherden findet lebhafte Vermehrung, Wachstum und Reifung von Plasmakörnern statt. In Betreff dieser vegetativen Vorgänge muß aber angenommen werden, daß sie nur bei Zufuhr von Energie möglich sind (siehe Kap. 9). Hier setzt nun die Tätigkeit der Oxydasen ein und wird durch Verbrennung von Atmungsstoffen zur Energiequelle.

Aus den hier mitgeteilten morphologischen Befunden und der weiter oben entwickelten Anschauung über das funktionelle Verhalten der Oxydasen ergibt sich ein ziemlich abgeschlossenes Bild vom Leben einer Körnerart, wodurch das Verständnis des Zelllebens wesentlich gefördert wird. Vor allem ist zu betonen, daß wir die Entstehung eines Enzyms an eine Körnerart gebunden sehen, der wohl nur wenige Forscher das Attribut vital absprechen werden. Die genaue Halbteilung der Nukleomiten bei der Zellteilung bliebe vollkommen unverständlich, wenn das Nukleom nur eine tote Substanz repräsentierte; wir begegnen ihr bei so unbezweifelbar vitalen Körnern, als es die pflanzlichen Farbkörner und die Centralkörner (siehe Kap. 9) sind, ferner auch bei den Plasmafäden und sogar bei einer Art von trophischen Körnern (siehe meine Histologie). Gerade die bis jetzt am meisten studierte und zu Hypothesen verwertete Körnerart, die durch ihre Isolation vom übrigen Chondrom sich als von besonderer Bedeutung erkennen ließ, stellt sich als Vorstufe eines Enzyms dar, denen man im allgemeinen ja so gern die vitale Natur abzusprechen geneigt ist. Zwar faßt SPITZER, der die Beziehung der Oxydasen zum Nukleom erkannte, die Oxydasen als totes Ausscheidungsprodukt des Kerns auf; da es sich aber bei ihrer Bildung um Verflüssigung geformter Nukleolarsubstanz, nicht um eine Absonderung handelt — denn wie wäre sonst der Verbrauch des Nukleoms in reifenden Eiern zu erklären? — so ist kein Unterschied zwischen den Molekülen der geformten jugendlichen und der flüssigen reifen Substanz zu machen.

SPITZER hält es für möglich, daß alle Oxydasen, die man aus den Geweben darstellen kann, Kernsekrete sind, die zwar nach den

einzelnen Zellarten Unterschiede, aber doch nur solche von geringer, nicht wesentlicher Bedeutung aufweisen mögen. Besteht diese Annahme zurecht, so wäre gerade in Hinsicht auf eine der bis jetzt mindest genau bekannten Fermentarten die erwünschteste Aufklärung gewonnen. Zur Verbrennung von Atmungsstoffen, die im wesentlichen in allen Zellen die gleichen sind, wird man nur ein in allen Zellarten gleiches Enzym fordern. Immerhin bleibt die Frage offen, ob alle gelegentlich in den Kernen nachweisbaren färbbaren Körner zum Nukleom in Beziehung stehen. Auch sei erwähnt, daß das Nukleom nicht durchwegs gleichartiger Beschaffenheit sein dürfte; wenigstens sind bei Teilungen einzelne differente Kernschleifen schon mehrfach konstatiert worden (Mac Clung, Montgomery). Die Bildung differenter Oxydasen in einer Zelle, ausgehend von verschiedenen Plastiden des Kerns, ist daher als möglich anzusehen.



Fig. 27.
Längsschnitt eines Teils der Eiröhren von Dytiscus marginalis, nach Korschelt und Heider; zur Darstellung der Beziehung des Kerns zur Sarktätigkeit. *eif* Eifach, *nf* Nährfach, die Keimbläschen mit amöboiden Fortsätzen und von Nährsubstanz umgeben.

Es wurde bereits auf Experimente hingewiesen, welche die Einflußnahme des Kerns aufs Sark deutlich erweisen. Bei Zerschneidungen von Protozoen in zwei oder mehr Stücke stellten zahlreiche Untersucher (Nussbaum, Gruber, Balbiani, Hofer, Verworn u. a.) fest, daß die kernlosen Stücke nach kurzer Zeit (wenige Stunden bis zu ein paar Tagen) zu Grunde gehen, während die kernhaltigen Stücke sich regenerieren und weiter leben. Kernlose Infusorienstücke können zwar ein bereits in Bildung begriffenes Peristom fertigstellen (Gruber), sie vermögen aber nicht Neubildungen in Angriff zu nehmen

und vor allem nicht, sich zu vergrößern und zu ernähren. Die Absonderung des für die Fortbewegung nötigen Schleims hört bei Amöben- und Difflugienstücken bald auf (Hofer, Verworn); ebenso scheiden Polystomellenbruchstücke keinen kohlensauren Kalk mehr ab und bilden die nach vorausgegangener Plasmolyse hergestellten Bruchstücke von *Spyrogyra*-Zellen keine neue Cellulosehaut. Die Verdauung aufgenommener Nahrung findet gleichfalls bei kernlosen Protozoenbruchstücken bald ihr Ende. Dagegen dauert die Bewegung derselben meist so lange an, bis das Bruchstück aus anderen Gründen abstirbt. Die Eimer-Hofersche Hypothese, nach welcher der Kern speziell die Zellbewegungen beeinflussen solle, erwies sich besonders durch Versuche Balbianis an *Lacrymaria* als unrichtig. Trennt man bei diesem langhalsigen Infusor den schlanken Halsteil vom eigentlichen kernhaltigen Körper ab, so werden dadurch seine überaus lebhaften Bewegungen nicht beeinträchtigt. Sie hören erst nach mehreren Tagen beim allgemeinen Absterben der Bruckstücke auf. Es liegt darin nichts Überraschendes, da in den Bruchstücken sowohl Nährstoffe wie auch Oxydasen vorausgesetzt werden müssen und diese beiden für die Gerüstfunktion genügen. Sind die Nährstoffe veratmet, so endet die Bewegung und überhaupt das Leben des Bruchstückes.

Vielleicht ließe sich der Tod eines kernlosen Bruchstückes weiter hinausschieben, wenn man diesem Nährstoffe zur Verfügung stellte. Auf begünstigte Ernährung führt Loeb die auffallende Tatsache zurück, daß, wie Klebs nachwies, kernlose Bruchstücke von Algen (*Spyrogyra*) weit länger als solche von Protozoen, und zwar bis zu sechs Wochen, ausdauern. Da in diesen Bruchstücken wegen der Anwesenheit von Chlorophyllkörnern die Kohlensäurereduktion und Stärkespeicherung andauert, so glaubt Loeb schließen zu dürfen, daß der bei der Reduktion frei werdende Sauerstoff direkt zur Oxydation der Nährstoffe Verwendung findet und derart ein Ersatz für die aus dem Kern stammenden Sauerstoffüberträger gegeben ist. Aber da der Sauerstoff als molekularer frei wird, so kann er doch nur vermittels Oxydasen verbraucht werden und diese sind in den Bruchstücken auch vorhanden. Auch wäre erst experimentell nachzuweisen, daß der Sauerstoff der reduzierten Kohlensäure wirklich nicht ausgeatmet wird. Ferner findet bei den kernlosen Bruchstücken von Blattzellen eines Mooses (*Funaria hygrometrica*) trotz Anwesenheit von Chlorophyllkörnern keine Reduktion statt und trotzdem werden die Bruchstücke bis sechs Wochen lebend erhalten. Wir werden als Grund der größeren Lebenszähigkeit vielleicht die geringere Intensität des Stoffwechsels in den Pflanzenzellen ansehen müssen. Denn es entfällt ja hier ganz die lebhafte Bewegung, die bei en Protozoenbruchstücken bis zum Tode andauert

Das auffallende Moment im Verhalten der kernlosen Bruchstücke liegt zunächst weniger darin, daß sie zu Grunde gehen, als *daß sie zur Regeneration völlig unfähig sind*, demnach nicht zu assimilieren und zu wachsen vermögen. Es mangelt in kernlosen Bruchstücken von *Spirogyra*-Zellen weder an Nährstoffen noch an Sauerstoff zur Verbrennung derselben, aber es fehlt an Oxydasen, welche die für erhöhte Anforderungen des Zelllebens nötige Energie beschaffen könnten. Die vorhandenen oxydativen Ergatiden genügen möglicherweise dauernd für die gewöhnlichen Funktionen, da sie ja bei ihrer Arbeitsleistung nicht verbraucht werden; aber aus der Beobachtung, daß bei Zellwachstum die Tätigkeit des Kerns eine gesteigerte ist, ergibt sich die Notwendigkeit einer Vermehrung der Oxydasen im Sark beim Wachsen. *Jedem regelmäßig funktionierenden Plasmateilchen kann man sich im allgemeinen ein oxydatives Ergatid zugesellt denken*; denn es ist selbstverständlich, daß die Energieentwicklung durch letztere dicht bei und gleichzeitig mit den synthetisch und assimilatorisch tätigen und den reifenden Biomolekülen stattfinden muß, da sie sonst unverwertet bleibt. *Daraus ergibt sich die Unentbehrlichkeit des Nukleoms, an welches die Neubildung der Oxydasen gebunden ist, und es erhellt seine überragende Bedeutung gegenüber anderen Zellbestandteilen, die nur für eine spezielle, von den anderen unabhängige Funktion nötig sind, während die Funktion der Oxydasen, soweit nicht intramolekulare Atmung in Betracht kommt, die Voraussetzung für die Funktion aller Stoffwechselvorgänge, bei denen Energie verbraucht wird, bildet.* Zur Regeneration bedarf es daher in erster Linie einer Vermehrung der Oxydasen, weil sonst eine Steigerung der Assimilation unmöglich ist; bei Mangel eines Kerns ist aber die Oxydasenvermehrung ausgeschlossen. Da nun auch die in jedem Plasma vorhandenen Oxydasenmengen nach und nach aus diesem verschwinden (siehe unten), so ist *ein kernloses Zellbruchstück nicht allein zur Regeneration, sondern überhaupt zu dauernder Existenz unfähig.*

Diese eminent hohe Bedeutung des Nukleoms stützt natürlich gar nicht die Anschauung, daß es ausschließlicher Vererbungsträger sei. Denn erstens ist experimentell erwiesen (Verworn), daß auch ein isolierter Kern die Regeneration der Zelle nicht bewerkstelligen kann; zweitens aber ist auch ohne solch experimentelle Bestätigung klar, daß aus dem Nukleom eben nur wieder Nukleom hervorgehen kann und es zur Bildung anderer Plasmateilchen der entsprechenden Plastiden

bedarf. Hinsichtlich des Gerüsts ist zwar selbstverständlich zuzugeben, daß solches auch im Kern vorliegt, und es spielt gerade dies Kerngerüst bei der Vermehrung der Zellen eine große, unentbehrliche Rolle. Indessen kann es bei isolierten Kernen nicht zur regelrechten Teilung kommen, da ein Stützpunkt der Spindel völlig fehlt*) und außerdem ist auch das extranukleäre Gerüst für den Aufbau der Zelle unentbehrlich. — Über die Wichtigkeit der Centralkörper siehe im Kap. 10 Näheres.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, daß die von Loeb angeregte, hier akzeptierte und weiter ausgebaute Anschauung über die Funktion des Nukleoms mit den Befunden an experimentell gewonnenen Bruchstücken von Zellen gut übereinstimmt. Das gleiche gilt in Hinsicht auf andere wichtige Befunde, die noch mitgeteilt werden müssen. Die Größe des Kerns, beziehungsweise die Quantität des Nukleoms, steht in direkter Beziehung zur Größe des Zellleibs. Die Verkleinerung des Kerns führt auch Verkleinerung des Sarks herbei (Boveri); ebenso bedingt Vergrößerung des Kerns auch Vergrößerung der Zelle (Gerasimoff, Boveri). Schwund des Sarks kann umgekehrt zur Reduktion des Kernmaterials Anlaß werden. Diese bei Teilungen gewonnenen Befunde erweisen eine enge Beziehung zwischen Sark und Kern, die von R. Hertwig als Kernplasmarelation bezeichnet wird. Versuche R. Hertwigs erwiesen ferner, daß bei Hunger sowohl der Zellleib als auch die Kernmasse von Protozoen, vor allem von *Dileptus* und *Actinosphärium*, sehr viel kleiner, bei Überernährung dagegen größer werden. Das bei der Unterernährung überflüssige Nukleom degeneriert, indem es in bräunliche Körnchen zerfällt, die aus dem Kern ausgestoßen werden. Der Organismus, der bei Hunger auf Kosten der eigenen lebenden Substanz seine Funktionsleistungen aufrecht erhalten muß, zerstört alles, was überflüssig erscheint; überflüssig wird aber auch ein Teil der oxydativen Ergatiden, wenn so viele andere Ergatiden ausgeschaltet werden. Und wiederum die Ausschaltung von oxydativen Ergatiden im Sark ist Voraussetzung für die Nukleomzerstörung im Kern, die wohl unterbleiben würde, wenn der Bedarf an Oxydasen in der sich verkleinernden Zelle noch ebenso groß wie in der normalen wäre. — Man wird vielleicht gegen diese Ansicht folgenden Einwand erheben.

Wenn die Oxydasen, gleich den Fermenten, bei der Funktionsleistung sich dauernd erhalten, wie von Spitzer direkt erwiesen

*) Im abgetöteten Sark von Pflanzenzellen vermag sich indessen der lebende Kern zu teilen (Demoor).

wurde, so erscheint im Grunde genommen die dauernde Neubildung oxydativer Ergatiden vom Kern aus, die sich ja aus der steten Anwesenheit und Arbeitsleistung des oder der Nukleolen deutlich ergibt, ganz überflüssig. Denn die Zelle wächst ja nicht dauernd und zeigt normalerweise ein Stoffwechselgleichgewicht (Hering), dem durch ein bereits vorhandenes Oxydasequantum entsprochen werden könnte. Dieser Einwand ist allerdings von großer Bedeutung, trotzdem aber leicht zu entkräften. Die andauernde Wirkung der Fermente, Enzyme und Oxydasen ist zwar Tatsache, es folgt aber aus ihr nicht, daß sie durch längere Zeiträume oder gar durch das ganze Leben der Organismen andauert. Zwei Gründe sprechen dagegen. Erstens dürften nach und nach die in den Säftestrom der Zellen abgegebenen spaltenden und oxydierenden Ergatiden ebenso den Zellen verloren gehen, wie die in den Darm abgegebenen Fermente der höher organisierten Organismen. Sie gelangen ohne Zweifel mit den Exkreten früher oder später nach außen, müßen also ersetzt werden. Bei Gewebszellen ist die Beziehung der Zelllymphe zur Körperlymphe in vielen Fällen leicht nachweisbar; die in die Körperlymphe ausgestoßenen Ergatiden können aber bereits als verloren angesehen werden. Zweitens ist auf eine bereits im Kap. 5 gemachte Angabe hinzuweisen. Es wurde angeführt, daß die Fermente nur so lange funktionieren, als keine sie schädigenden Stoffe unter den Spaltprodukten auftreten. Dazu wird sich aber in einem so komplizierten Substanzgemisch, als es die Zellen enthalten, leicht Gelegenheit bieten; die Möglichkeit erhellt schon daraus, daß eine völlige Aufarbeitung der Substrate durch die Fermente fast niemals beobachtet wird. Als besonders drastisches Beispiel sei angeführt, daß das Emulsin durch die Spaltprodukte direkt stark geschädigt und seine Wirkung durch Entfernung der letzteren wesentlich befördert wird.

Allgemein läßt sich nachweisen, daß die Fermente u. a. Ergatiden nur dann auftreten, wenn sie nötig sind. Unbelichtete Pflanzenkeime ergrünen (wenigstens in weitaus den meisten Fällen) nicht. In den Blättern ist Diastase nur nachweisbar, wenn Stärke gespeichert wurde. Die Hefezellen vergären den Zucker nicht, wenn die Zuckerlösung nicht auch die übrigen zur Ernährung der Zellen nötigen Stoffe (Stickstoffverbindungen, Aschenbestandteile) enthält; die in den Zellen vorhandene Zymase muß also erst aktiviert werden, ehe sie in Wirkung treten kann. Auf die Abhängigkeit der Darmsekretabsonderung von Nervenreizen wurde bereits im 5. Kap. hingewiesen; solange die Fermente in den Bildungszellen vorliegen, befinden sie sich wohl fast allgemein im Zustand des Proferments; aktiviert werden sie nach außen entleert. Am deutlichsten tritt die Abhängigkeit der

Funktion vom Bedürfnis bei den Antitoxinen hervor. Aus diesen Beispielen ergibt sich auch, daß die einmal gebildeten Ergatiden nicht dauernd dem Organismus zur Verfügung stehen, denn sonst müßte die Aktivierung neuer Ergatidmengen überflüssig erscheinen. Das beweist nichts gegen ihre Veranlagung zu dauernder Betätigung, sondern vielmehr nur, daß beim Stoffwechsel tatsächlich ein fortwährender Wechsel von Stoffen, ein Zuströmen und Entferntwerden derselben statthat.

Bei Berücksichtigung dieser Faktoren erscheint die dauernde Neubildung der oxydativen Ergatiden durchaus selbstverständlich und es steht die Kernplasmarelation Hertwigs in keinem Widerspruch zur hier vertretenen Anschauung über die funktionelle Bedeutung des Nukleoms. Wie die Kernplasmarelation eigentlich möglich ist, kümmert uns hier nicht; sie weist auf eine äußerst bemerkenswerte Empfindlichkeit der einzelnen Zellbestandteile für den Zustand anderer hin, deren Wesen erst im 10. Kapitel erörtert werden wird. Wir können somit unsere Betrachtungen über die Bedeutung des Kerns abschließen. Das Resultat derselben ist, daß der Kern die Bildungsstätte der Oxydasen ist, die im Sark — selbstverständlich auch im Kern selbst — ihre Tätigkeit entfalten und die eigentliche oder Sauerstoffatmung vermitteln. Anhaltspunkte, dem Nukleom eine andere Funktion zuzuschreiben, sind nicht gegeben. Mit Verworn den Kern als Depot von Ersatzmaterialien für gewisse zur Erhaltung des Stoffwechsels der Sarkmoleküle notwendige Stoffe anzusehen, liegt kein Grund vor, um so mehr als im 8. Kapitel gezeigt werden wird, daß die Verwornschen Anschauungen vom Stoffwechsel überhaupt ganz unhaltbare sind.

D. Verschiedenes.

Zur Sauerstoffatmung steht in innigster Beziehung die hämoglobinhaltige Substanz der roten Blutzellen. Das Hämoglobin ist ein eisen- und schwefelhaltiges Proteïd, das durch seinen Eisengehalt zur lockeren Bindung atmosphärischen Sauerstoffs befähigt wird. Unter Absorption des Sauerstoffs in den Lungen und Kiemen wird es zum Oxyhämoglobin, das sich in den Arterien vorfindet und deren Blut die hellrote Farbe verleiht. In den Kapillaren wird der Sauerstoff an die Gewebe abgegeben und dadurch das Oxyhämoglobin wieder zum Hämoglobin reduziert; hierbei nimmt das Blut eine dunkle Färbung an. Wahrscheinlich genügt schon zur Entbindung des Sauerstoffs der in den Gefäßen nachweisbare geringe Partiardruck; bei der herrschenden Körpertemperatur äußert so wie so der Sauerstoff nur geringe Affinität zum Hämoglobin und es bedarf des hohen

Partiardrucks in den Atmungsorganen, um das Hämoglobin abzusättigen (BUNGE). Übrigens schließt dieser Umstand, der für Kaltblüter vielleicht nicht in Betracht kommt, nicht aus, daß die chemische Anziehung der den Oxydasen angehörigen haptophoren Gruppen bei der Reduktion des Oxyhämoglobins mitwirkt. Jedenfalls stellt das Hämoglobin einen echten Sauerstoffüberträger dar, und da wir annehmen müssen, daß es nur Bestandteil bestimmter Ergatiden der Blutzellgranulationen ist, so unterscheiden sich diese Ergatiden wesentlich von allen bis jetzt besprochenen. Sie besitzen nur haptophore Gruppen, während die eigentliche Arbeitsgruppe wahrscheinlich ganz fehlt. Es sei noch erwähnt, daß auch bei Bakterien Farbstoffe nachgewiesen sind, die als Sauerstoffüberträger im Sinne des Hämoglobins funktionieren.

Noch vollständig unaufgeklärt ist, wie eigentlich der Transport chemischer Stoffe innerhalb des Plasmas sich vollzieht. Denn die Affinitäten der haptophoren Gruppen können sich doch nur bei Berührung mit den Substraten äußern, wirken aber nicht auf größere Entfernungen. Strömungen, welche die Zirkulation der flüssigen Substrate im Sark bewirken, sind in Metazoenzellen fast nirgends nachweisbar. Es müssen also Plasmateilchen vorhanden sein, welche die Übertragung chemischer Stoffe, z. B. von Farbstoffen, die intra vitam eine Färbung tiefliegender Chondren, etwa des Nukleoms, hervorrufen, vermitteln und man könnte sich diese Teilchen nach Art der in den Blutkörpern vorhandenen vorstellen, die ihre haptophoren Gruppen mit Substratmolekülen sättigen, die Moleküle aber unter dem Einfluß anderer Teilchen wieder abstoßen. Vielleicht spielen dabei auch Arbeitsgruppen eine bestimmte unbekannte Rolle. Ich habe auf solche Teilchen bereits in meiner Histologie pag. 108 hingewiesen und dort von Lymphkörnern gesprochen. Wahrscheinlich handelt es sich um freie Moleküle; diese könnte man besser als Substratüberträger oder trophophore Ergatiden bezeichnen. Diese Bezeichnung würde auch für die in den Blutkörpern enthaltenen Sauerstoffüberträger gelten.

Veratmet werden alle drei Nährstoffarten (Kohlenhydrate, Fette und Eiweiß), wie aber im einzelnen die Verbrennung sich abspielt, ist noch unbekannt. Außer den Nährstoffen werden in vielen Pflanzen noch zahlreiche chemische Stoffe veratmet, die einfach als Brennstoffe zu bezeichnen sind, da sie nicht oder wenigstens nur in geringem Maße zum Aufbau des Plasmas Verwendung finden. Einige Beispiele seien hier angeführt. Die Schwefelbakterien

(*Beggiatoa*-Arten) oxydieren den Schwefelwasserstoff zu Schwefel, der im Plasma abgelagert und hier zu Schwefelsäure verbrannt wird. Sie vermögen in ein bis zwei Tagen das Zwei- bis Vierfache ihres Eigengewichts von Schwefel zu oxydieren (WINOGRADSKY). Die Eisenbakterien (*Crenothrix* u. a.) nehmen die überall im Wasser vorhandenen Spuren von Eisenoxydul auf und oxydieren sie zu Eisenoxyd, das ihre Scheiden braun färbt. Von den Nitrobakterien wird der Ammoniak zu salpetriger Säure (Nitritbakterien) oder die salpetrige Säure zu Salpetersäure (Nitratbakterien) verbrannt. Nach IMMENDORF erzielen gewisse, nicht genau bekannte Organismen bei Darbietung von Knallgas die allmähliche Verbrennung des Wasserstoffs zu Wasser. Diese hier mitgeteilten Atmungen schließen sich eng den oxydativen Gärungen (siehe oben die Essigsäuregärung) an, deren Charakteristikum die Verbrennung fremder, nicht selbst gebildeter Stoffe ist. Daß Enzyme dabei im Spiel sind, ist bis jetzt in keinem Falle bekannt; doch werden wir auch hier oxydative Ergatiden als Vermittler anzunehmen haben, welche nicht nur den Sauerstoff, sondern auch das zu verbrennende Substrat an sich binden.

Überschauen wir die in diesem Kapitel mitgeteilten Stoffwechselprozesse, so fällt die große Mannigfaltigkeit derselben auf. Wir finden Atmungen, die den Fermentationen sehr nahe stehen (Hefegärung, intramolekulare Atmung im allgemeinen), während andere, bei denen atmosphärischer Sauerstoff nebst einem zu verbrennenden Stoffe gebunden wird, den Synthesen sich nähern. Eigentlich sind auch die Fermentationen selbst in gewisser Hinsicht Atmungen, da sie wohl immer exothermal verlaufen und die freiwerdende, wenn auch geringe Wärmemenge als Kraftquelle dienen kann. Aber es empfiehlt sich trotzdem nicht, Fermentationen und Atmungen (sogenannte oxydative Spaltungen) in einer Gruppe zusammenzufassen. Denn das wesentliche Charakteristikum der Fermentation ist die Bildung von Nährstoffen aus komplizierter gebauten Stoffen, aus denen der Organismus direkt keinen Nutzen ziehen kann. Die Atmungen dagegen dienen ausschließlich dem Energiegewinn und die dabei erzeugten Stoffe sind meist für den Organismus bedeutungslos, wenn nicht direkt schädlich, finden vor allem niemals zur Assimilation Verwendung, sind also keine Nährstoffe. Welchen Zwecken im einzelnen die verschiedenen Atmungen dienen, ist zur Zeit nur sehr ungenügend festgestellt. Hinsichtlich der intramolekularen Atmung läßt sich sagen, daß sie für die Muskelkontraktion von Bedeutung ist, wobei jedoch Beteiligung der Sauerstoffatmung nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Auch dürfte ohne Zweifel die intramolekulare Atmung normalerweise noch andere Vorgänge fördern; zum mindesten kann sie um-

fassendere Bedeutung in den Fällen anaërober Lebensweise gewinnen. Atmung der einen oder anderen Art vermittelt die Synthesen (Kap. 7), soweit sie nicht einfache Kondensationen, also exothermale Vorgänge sind. Sie vermittelt ferner die ohne Mitwirkung des Lichts sich abspielenden Reduktionen (Kap. 4), die Assimilationen, Reifungen (Kap. 9), Reizleitungen und Reizperzeptionen (Kap. 10). Damit ist jedoch ihr Arbeitsgebiet noch nicht erschöpft. Sie dient auch als Wärmequelle, wobei die Verbrennung der Fette eine hervorragende Rolle spielt, und ist in dieser Hinsicht vor allem für die warmblütigen Vertebraten von der größten Bedeutung. Hierbei handelt es sich nur um Entwicklung von Wärmeenergie, die nicht selbst wieder in andere Energiearten übergeführt und zu Funktionsleistungen des Organismus verwendet wird. Gleiches dürfte übrigens bis zu einem gewissen Grade bei allen Atmungen der Fall sein. Wahrscheinlich in keinem Falle wird die durch Atmung entwickelte Energie vollständig für Arbeitszwecke verbraucht, meist wohl überhaupt nur ein geringer Prozentsatz. So werden bei der Kontraktion nur etwa 30% der in den Atmungsstoffen gespeicherten Energie ausgenutzt; dabei arbeitet aber doch die Muskelmaschine weit rationeller als eine Dampfmaschine, in der nur bestenfalls 10—15% der in den Heizstoffen enthaltenen Energie zur Verwendung kommen.

Zum Schluß muß ich noch auf die Anschauungen DRIESCH' über die Atmungsvorgänge eingehen. DRIESCH unterscheidet zwei Arten von Vorgängen, die er als eigentliche Atmung und als Pseudoatmung bezeichnet. Die eigentliche Atmung dient der Verbrennung von Zerfallsprodukten, welche auf den Organismus giftig wirken; die Pseudoatmung dient dem Energiegewinn. Die letztere deckt sich also mit dem, was hier in diesem Kapitel ausschließlich als Atmung bezeichnet wurde; denn eine Stoffverbrennung, die nur dem Zwecke dient, gewisse Stoffe aus dem Organismus durch Oxydation derselben zu entfernen, wurde im obigen nicht erwähnt. Gerade sie ist aber nach DRIESCH für den Organismus von der allergrößten Bedeutung und es erscheint an sie das Leben geknüpft.

Man hat nun zu fragen, was sind das für Zerfallsprodukte, die ihrer Giftigkeit wegen verbrannt werden müssen? Es kann sich nur um Zerfallsprodukte der Nährstoffe handeln und darüber ist zur Zeit nur wenig, aber doch immerhin genug bekannt, um die DRIESCHschen Anschauungen hinfällig erscheinen zu lassen. Zunächst ist hervorzuheben, daß die Sauerstoffatmung direkt die Verbrennung der Kohlenhydrate und Fette bewirkt. Fermentwirkung bedingt höchstens eine

einleitende Spaltung, deren Produkte (Zucker, Fettsäuren u. a.) nicht giftig sind. Die Verbrennung ist eine totale und Zwischenprodukte werden nur ausnahmsweise beobachtet. Dasselbe gilt für die Eiweißkörper, die zunächst fermentativ in Amidokörper gespalten und dann rasch zu Kohlensäure und Wasser, unter Produktion von Ammoniak, der sich an die Kohlensäure bindet, veratmet werden. Das Ammoniumkarbonat findet zur Harnsäuresynthese Verwendung, wird also nicht verbrannt. Von Produkten unvollständiger Verbrennung, wie sie z. B. in den Muskeln durch intramolekulare Atmung entstehen, sei die Milchsäure genannt, die mindestens zum Teil auch nicht weiter veratmet, sondern zur Harnsäuresynthese verbraucht wird; auch ist sie nicht als giftig zu bezeichnen. In den Pflanzen entsteht bei der intramolekularen Atmung Alkohol, der normalerweise wohl veratmet wird, da man ihn nicht nachweisen kann, der aber bei erzwungenem anaëroben Leben in großen Mengen auftritt und nach außen abgegeben wird (GODLEWSKI & POLZENIUSZ), also die zu den Experimenten verwendeten Samen ebensowenig schädigt, als es bei den Hefezellen der Fall ist, die ihn normalerweise bilden. Von momentan zerstörend wirkenden Zerfallsprodukten der Nährstoffe ist nichts bekannt. Gegen DRIESCH' Ansicht spricht aber auch die so bemerkenswerte Tatsache, daß so viele giftig wirkende Stoffe bei Einführung in den Körper nicht verbrannt werden, sondern ungestört ihre Wirkung entfalten, welche Tatsache, wenn die Atmung ein Specificum für die Zerstörung giftiger Zerfallsprodukte wäre, doch einigermaßen überraschen müßte und sich überhaupt ganz allein mit der hier vertretenen Ansicht eines Angepaßtseins der Oxydasen an bestimmte Substrate vereinigen läßt. Es sei übrigens darauf hingewiesen, daß nach LOEW das Eiweiß in den Pflanzen synthetisch aus drei giftigen Stoffen (Schwefelwasserstoff, Ammoniak, Formaldehyd) gebildet werden soll. Das Schicksal der Giftstoffe wird demnach von den verschiedenen Autoren recht verschieden vorgestellt. Aber würden sie auch, wie DRIESCH will, sämtlich verbrannt, so folgt daraus doch ganz und gar nicht, daß diese Art der Atmung nicht dem Energiegewinn dient. Der Organismus verlangt eine so bedeutende Energiezufuhr, daß, besonders in Hinsicht auf die unvermeidbaren Verluste an Energie, wohl keine, normalerweise sich abspielende Verbrennung nicht zu diesem Zwecke herangezogen und ausgenutzt werden dürfte. Die Unterscheidung der eigentlichen und der Pseudoatmung ist also vollständig unhaltbar.

DRIESCH' Frage, warum bei Sauerstoffmangel die Lebenserscheinungen nicht einfach sistiert werden, ohne daß das potentielle Leben erlischt, beantwortet sich dahin, daß bei Entfall der Atmung und dem dadurch bewirkten Stillstand der Zirkulation die Verbrennungs-

produkte — nicht die Verbrennungssubstrate! — nicht aus den Geweben entfernt und synthetisch unschädlich gemacht werden, so daß sie nun allerdings eine Giftwirkung hervorrufen. Auf der gleichen Ursache beruhen auch die Ermüdungserscheinungen. Übermäßige Muskelanstrengung z. B. hat Krankheitserscheinungen zur Folge, die, wie aus den Versuchen RANKES und Mossos hervorgeht, sich aus der Anhäufung von giftig wirkenden Stoffen in den Muskelfasern ergeben. Injiziert man einem nicht ermüdeten Hund wässeriges Extrakt aus den Muskeln eines überanstrengten Hundes, so treten sofort auch bei ihm die charakteristischen Ermüdungserscheinungen auf. Das erklärt sich einfach aus der Insuffizienz der synthetisch wirkenden Organe bei allzu reicher Bildung von Verbrennungsprodukten. Gönnt man dem Organismus Ruhe, so erholt er sich allmählich, d. h. die Synthese entfernt allmählich alle schädlichen Stoffe. Dauert jedoch die übermäßige Arbeitsleistung an, oder entzieht man gar den Sauerstoff, wodurch die Möglichkeit der Synthese ganz entfällt, so kommt es rasch zum Tode, da die lebende Substanz zerstört wird.

Von der erwähnten Ermüdung, die auf Anhäufung giftiger Verbrennungsprodukte beruht, unterscheidet sich wesentlich die Erschöpfung (VERWORN), die durch Mangel an Nährstoffen bei angestrengter Arbeitsleistung bedingt ist. Genaueres darüber siehe in VERWORNS Physiologie, 3. Aufl., pag. 490 u. f.

Literatur.

1888. **Balbiani**, —, Recherches experimentales sur la mérotomie des Infusoirs ciliés, in: Recueil Z. Suisse. T. 5.

1894—1897. **Bertrand, G.**, in: Compt. Rend. T. 118, 120—124.

1902. **Boveri, T.**, Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verhandl. med. phys. Ges. Würzburg N. F. Bd. 35.

1899. **Buchner, E.**, in: Chem. Ber. Bd. 30, 31 und 32.

1888. **Bunge, G. v.**, Über das Sauerstoffbedürfnis der Schlammbewohner, in: Zeit. phys. Chemie. Bd. 12.

1889. **Bunge, G. v.**, Weitere Untersuchungen über die Atmung der Würmer, ibidem, Bd. 14.

1901. **Bunge, G. v.**, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2, Leipzig.

1899. **Carnoy, J. B., & Lebrun, H.**, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: La Cellule, T. 16.

1879. **Claude Bernard**, Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux. Paris.

1897. **Cuénot, L.**, L'épuration nucléaire au début de l'ontogenèse, in: Compt. Rend. T. 125.

1894. **Demoor, J.**, Contribution à l'étude de la cellule, in: Arch. Biol. T. 13.

1901. **Driesch, H.**, Die organischen Regulationen. Leipzig.

1888. **Eimer, T.**, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums. Jena.

1899. **Eisen, G.**, The Chromoplasts and the Chromioles, in: Biol. Central. Bd. 19.

1891. **Frenzel, J.**, Die nukleoläre Kernhalbierung, eine besondere Form der amitotischen Kernteilung, in: Biol. Centralbl. Bd. 11.

1901. **Gerasimoff, J.**, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau.

1902. **Gerasimoff, J.**, Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse, in: Zeit. allg. Phys. Bd. 1, Hft. 3.

1901 **Godlewski, E., & Polzeniusz F.**, Über die intramolekulare Atmung von in Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung, in: Bull. Akad. Sc. Cracovie.

1899. **Grégoire, V.**, Les cinéses polliniques chez les Liliacées, in: Bot. Centralbl. Bd. 78 und in: La Cellule T. 16.

1885. **Gruber, A.**, Über künstliche Teilung der Infusorien, in: Biol. Centralbl. Bd. 4 u. 5.

1886. **Gruber, A.**, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen, in: Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. B. Bd. 1.

1887. **Haberlandt, —**, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena.

1889. **Haberlandt, —**, Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkerns, in: Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien. Bd. 98. Abt. I.

1893. **Häcker, V.**, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. und II., in: Arch. mikr. Anat. Bd. 41 und 42.

1898. **Hartog, M. M.**, „Nuclear Reduction“ and the Function of Chromatin, in: Biol. Centralbl. Bd. 18.

1892. **Heidenhain, M.**, Über Kern und Protoplasma, in: Festschr. Kölliker, Leipzig.

1889. **Hering, E.**, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz, in: Lotos N. F. Bd. 9.

1903. **Hertwig, R.**, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Centralbl. Bd. 23. Nr. 2 und 3.

1889. **Hofer, B.**, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma, in: Jena. Zeit. Naturw. Bd. 24.

1901. **Kasanzeff, W.**, Experimentelle Untersuchungen über *Paramaecium caudatum*. Zürich.

1899. **Kassowitz, M.**, Allgemeine Biologie. Bd. 1. Wien.

1887. **Klebs, G.**, Über den Einfluß des Kerns in der Zelle, in: Biol. Centralbl. Bd. 7.

1887. **Korschelt, E.**, Über die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle, in: Sitz. Ber. Ges. Nat. Freunde, Berlin.

1889. **Korschelt, E.**, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 4.

1864. **Kühne, W.**, Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung, in: Zeit. Biol. N. F. Bd. 18.

1898. **Kühne, W.**, Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. 1. und 2. Mitteilung, in: Zeit. Biol.

1899. **Loeb, J.**, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 8.

1899. **Loew, O.**, Die chemische Energie der lebenden Zellen. München.

1902. **Lubosch, W.**, Über die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung, in: Jen. Zeit. Bd. 37.

1892. **Macallum, A. B.**, On the Demonstration of the Presence of Iron in Chromatin by Micro-Chemical Methods, in: Proc. R. Soc. London. V. 50.

1901. **Mc Clung, C. E.**, Notes on the Accessory Chromosome, in: Anat. Anz. Bd. 20.
1898. **Montgomery jun., T. H.**, The Spermatogenesis in *Pentatoma* up to the Formation of the Spermatid, in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 12.
1899. **Montgomery, T. H.**, Comparative Cytological Studies, with Especial Regard to the Morphology of the Nucleolus, in: Journ. Morph. Boston V. 15.
1892. **Mosso, —**, Die Ermüdung. (Deutsch von **J. Glinzer**) Leipzig.
1898. **Němec, B.**, Über das Centrosoma der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen, in: Anat. Anz. Bd. 14.
1898. **Nestler, A.**, Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas, in: Sitz. Ber. Akad. Wien. Bd. 107. Abt 1.
1836. **Newport, —**, On the respiration of Insects, in: Phil. Trans. V. 126.
1884. **Nussbaum, M.**, Über spontane und künstliche Teilung von Infusorien, in: Verh. naturhist. Verein preuß. Rheinlande.
1886. **Nussbaum M.**, Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien, in: Arch. mikr. Anat. Bd. 26.
1900. **Oppenheimer, C.**, Die Fermente. Leipzig.
1860. **Pasteur, —**, Memoire sur la fermentation alcoolique, in: Ann. Chimie (3) T. 58.
1878. **Pasteur, —**, Die Alkoholgärung. Stuttgart. 2. Aufl. Deutsch von **Griessmayer.**
1897. **Pfeffer, W.**, Pflanzenphysiologie Bd. 1. Stoffwechsel. Leipzig.
1875. **Pflüger, E.**, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 10.
1895. **Pieri, —**, Recherches physiolog. sur les Lamellibranches, in: Compt. Rend. T. 120.
1865. **Ranke, —**, Tetanus. Leipzig.
1883. **Reinke, J.**, Die Autoxydation in der lebenden Pflanzenzelle, in: Bot. Zeit.
1899. **Ritter, G.**, Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff, in: Flora. Bd. 86.
1889. **Rosenthal, J.**, Die Wärmeproduktion der Tiere, in: Biol. Centralbl. Bd. 8.
1893. **Roux, W.**, Über richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zellleib und Zellkern, in: Z. Anz. Jahrg. 16.
1902. **Schneider, K. C.**, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1897. **Spitzer, W.**, Die Bedeutung gewisser Nulkeoproteïde für die oxydative Leistung der Zelle, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 67.
1876. **Strasburger, E.**, Zellbildung und Zellteilung. 2. Aufl. Jena.
1893. **Strasburger, E.**, Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße, in: Hist. Beiträge von E. Strasburger. Jena. 5. Heft.
1858. **Traube, M.**, Theorie der Fermentwirkung. Berlin. Ber. Chem. Ges. Bd. 15.
1889. **Verworn, M.**, Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena.
1888. **Verworn, M.**, Biologische Protistenstudien I., in: Zeit. wiss. Z. Bd. 46.
1891. **Verworn, M.**, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 51.
1894. **Verworn, M.**, Biologische Protistenstudien II. in: Zeit. wiss. Z. Bd. 50.
1900. **Vigier, P.**, Le nucléole. Morphologie. — Physiologie. Paris. (114 pag.)
1902. **Wallengren, H.**, Inanitionserscheinungen der Zelle, in: Zeit. allg. Phys. Bd. 1.
1901. **Weinland, E.**, Über Kohlenhydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei *Ascaris*, ein tierischer Gärungsprozeß, in: Zeit. Biol. Bd. 42.
1901. **Weinland, E.**, Über den Glykogengehalt einiger parasitischer Würmer, in: Zeit. Biol. Bd. 41.
1887. **Winogradsky, —**, in: Bot. Zeitung.
1888. **Winogradsky, —**, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien.
(Siehe auch Literatur zu Kap. 4.)

7. Kapitel.

Synthese.

A. Zuckersynthese.

Durch Synthese entstehen aus den relativ einfachen Fermentationsprodukten komplizierter zusammengesetzte Stoffe. Bereits bei Besprechung der Chlorophyllkörner wurde auf die Synthese des Zuckers und der Stärke hingewiesen und es sei hier von diesen beiden ausgegangen. In unmittelbarem Anschluß an die Reduktion der Kohlensäure entstehen bei Gegenwart von Wasser jedenfalls sogleich Kohlenhydrate, und zwar zunächst löslicher Zucker (Glukose), der entweder in den Säftestrom abgegeben oder in anderer Form (Stärke) gespeichert wird. Die allgemeine Meinung geht dahin, daß die Stärke — oder mindestens die Zuckerbildung — aufs engste der Kohlensäurereduktion verknüpft ist und mit ihr zusammen gewissermaßen einen Prozeß bildet, der von PFEFFER als Photosynthese der Stärke bezeichnet wird. Für diese Ansicht spricht das rasche Auftreten der Stärke bei Belichtung stärkefreier Blätter; bei *Spirogyra* sah G. KRAUS bereits 5 Minuten nach dem Beginn der Belichtung in den Zellen Stärke gebildet. Indessen ist Stärke keinesfalls das erste synthetische Produkt, da in unbelichteten Blättern aus zugeführter Zuckerlösung Stärke gebildet wird. Aber auch die Zuckersynthese, die ganz allgemein Vorstufe der Stärkesynthese zu sein scheint, muß von der Reduktion der Kohlensäure als selbständiger Vorgang scharf gesondert werden, wie besonders REINKE betont. Denn die Reduktion ist ein fermentativer Vorgang (siehe Kap. 4) und es geht nicht an, Synthesen als Abschluß von Fermentationen aufzufassen. Gegen eine solche Auffassung sprechen die Befunde an den typischen Fermenten, die immer nur Spaltungen bewirken. Sollte es sich bewahrheiten, daß auch die Kohlensäurereduktion an ein aus den Zellen extrahierbares Ferment geknüpft ist, so wäre damit die Selbständigkeit dieses Vorganges aufs klarste erwiesen.

Wie sich im einzelnen die Synthese des Zuckers in den Chlorophyllkörnern abspielt, ist unbekannt. Von A. v. BAEYER wurde die Hypothese aufgestellt, daß zunächst aus Kohlenstoff und Wasser Formaldehyd (CH_2O) entsteht; LOEW vervollständigte den Gedanken

und ließ durch Kondensation von 6 Molekülen Formaldehyd ein Molekül Traubenzucker ($C_6H_{12}O_6$) hervorgehen. Indessen ist Formaldehyd ein starkes Gift, das schon in geringen Spuren auf das Plasma wirkt. Wenn nun auch LOEW meint, daß die Kondensation der Formaldehydmoleküle zu den Zuckermolekülen sofort nach ihrer Bildung sich vollziehe und hierdurch eine Anhäufung von Formaldehyd ausgeschlossen sei, ferner daß auch überschüssige Mengen von Formaldehyd durch Umbildung in andere Aldehyde unschädlich gemacht werden dürften, so gliedert sich doch bei dieser Annahme die Zuckersynthese in zwei Prozesse, deren unmittelbares Zusammenfallen durch irgend welche Einwirkungen verhindert werden könnte; es müßte also unschwer Formaldehyd in den Zellen nachzuweisen sein, was aber bis jetzt nicht gelang. Daher scheint es weit plausibler, die direckte Synthese des Zuckers aus Kohlenstoff und Wasser nach der Formel:

$$6\ C + 6\ H_2O = C_6H_{12}O_6$$

anzunehmen (PFEFFER).

Vor allem vertritt LOEW sehr entschieden die Bildung des Formaldehyds als Zwischenprodukts bei der Zuckersynthese. Der Gedanke, daß der aus der Kohlensäure abgespaltene Kohlenstoff direkt in der entsprechenden Atomzahl mit Wassermolekülen zu Zucker vereinigt werden könne, kommt ihm gar nicht, und doch arbeitet die Reduktion nicht auf Bildung von Formaldehyd, sondern von freiem Kohlenstoff hin und die Formaldehydsynthese ist durch nichts erwiesen. Gemäß den hier vertretenen Anschauungen ist die direkte Zuckersynthese aus C und H_2O, die ja auch als der kürzeste Prozeß von vornherein als am wahrscheinlichsten angesehen werden muß, überhaupt der einzig mögliche Modus der Zuckerbildung. In Analogie zu den Fermentationen und Atmungen hat man anzunehmen, daß auch die Synthesen an bestimmte Plasmateilchen (Ergatiden) gebunden sind, denen vor allem eine haptophore Gruppe zuzuschreiben ist. Wir fanden nun aber die haptophoren Gruppen aller bis jetzt besprochenen Ergatiden abgestimmt auf ganz bestimmte Stoffe und haben daher das gleiche auch für die synthetischen Ergatiden vorauszusetzen. Es wird also Kohlenstoff und Wasser an die haptophoren Gruppen gebunden werden. Darauf treten die Arbeitsgruppen in Funktion und bewirken die Zuckersynthese. Die Bildung von Zwischenprodukten ist durchaus unwahrscheinlich, da sie eine mehrfache Veranlagung der haptophoren Gruppen anzunehmen zwingt. Diese muß aber entsprechend den zahllosen Befunden ganz spezifischer Reaktionsfähigkeit der haptophoren Gruppen bei fermentativen, enzymatischen und oxydativen Ergatiden angezweifelt werden. Es geht daraus hervor,

daß die Loewsche Anschauung über die Zuckersynthese unhaltbar sein dürfte.

Überdenken wir den Prozeß der Zuckersynthese weiter, so ist für die betreffenden Ergatiden außer der haptophoren und Arbeitsgruppe noch eine auxophore (Hilfs-)Gruppe anzunehmen, da die enge Bindung des Kohlenstoffs an den Wasserstoff des Wassers (CHOH-Gruppen) einen endothermalen Prozeß vorstellt. Ganz im allgemeinen dürften die synthetischen Ergatiden mit Hilfsgruppen ausgestattet sein, worin sie sich also den reduzierenden Ergatiden anschließen würden. Ihr wesentliches Charakteristikum ist die Arbeitsgruppe, die nicht Spaltungen, sondern Synthesen bewirkt. Es sei für sie der Name desophore*) Gruppe eingeführt. Mit dieser Übertragung des Ehrlichschen Schemas vom Bau der Toxine auch auf die synthetisch funktionierende Substanz des Plasmas (Fig. 28) ist ein großer Schritt getan, unser Verständnis vom Stoffwechsel zu fördern. Er erscheint allerdings minder gewagt, wenn wir berücksichtigen, daß auch die typischen Atmungen in gewissem Sinne Synthesen, wenn schon exothermaler Natur, repräsentieren, da hierbei Sauerstoff mit bestimmten Substraten, die zugleich gespalten werden, verbunden wird. Die Existenz synthetisch wirkender „Fermente" wird ja auch von mancher Seite, z. B. von Hofmeister, behauptet, wenngleich bis jetzt noch keine entsprechenden Plasmaextrakte mit Sicherheit dargestellt werden konnten. Es kann, meiner Ansicht nach, kaum einem Zweifel unterliegen, daß ihre Darstellung noch gelingen wird; man müßte, was allerdings schwer möglich erscheint, Extrakte aus Nährzellen des Darmes herzustellen suchen und diese dann mit Nährstoffen (Peptonen, Fettsäuren und Glyzerin etc.) vermischen. Solche Extrakte wären aber nicht als Fermente oder Enzyme zu bezeichnen, wenn man nicht direkt einen Mißbrauch mit diesen Worten treiben will. Man könnte sie besser als Kollosen**) (zusammenschweißende Substanzen) bezeichnen, welcher Name hiermit eingeführt sei.

Während einige Forscher die Existenz von Kollosen mindestens für wahrscheinlich halten, unterscheiden andere, z. B. Oppenheimer (siehe Kap. 5), gerade deshalb so scharf zwischen Fermentationen und Synthesen, weil nach ihnen die Fermente tote Substanzen sind, während die Synthese (und auch die Reduktion!) ein Privilegium der echten lebenden Substanz sein soll. Es steht daher zu erwarten, daß, wenn es gelingen wird, Kollosen darzustellen, auch diese sofort für

*) Von δέσις, εως das Binden

**) Von κολλάω zusammenleimen, zusammenschweißen.

tote Substanzen erklärt werden dürften. Das Bemühen, Fermentationen und Synthesen als eng verwandte Prozesse zu erweisen, muß selbstverständlich die letzteren gewissermaßen diskreditieren, da als vital nur solche Vorgänge von „vorurteilslosen" Forschern betrachtet werden können, von denen man eben noch gar nichts weiß. Hier wird der umgekehrte Standpunkt vertreten und im Gegenteil aus der zur Zeit anerkannten Vitalität des synthetisch funktionierenden Plasmas auf die Vitalität der Kollosen und auch der Fermente geschlossen. Alle Teilchen des Plasmas sind lebende Gebilde, die Fermente nicht weniger als die Kollosen; das Geheimnis des Vitalismus liegt in der Funktion dieser Ergatiden, wie ja in Kap. 3—5 bereits mehrfach begründet wurde. Es wird vermutlich einmal gelingen, das Plasma in alle seine letzten Bestandteile aufzulösen. Neben den Fermenten, Enzymen, Oxydasen und Kollosen wird man auch die assimilatorisch tätigen Jugendstadien der verschiedenen Ergatiden (Kap. 9) und auch die spezifisch reizleitenden und reizspeichernden Teilchen (Kap. 10) genauer kennen lernen. Daß hierdurch jedoch die physikalisch-chemische Erklärung des Lebens nur um einen Schritt weiter gefördert werden sollte, glaube ich unbedenklich verneinen zu dürfen. Bis dahin wird ja wohl aber auch das Dogma, daß alle Vorgänge in der Natur physikalisch-chemischer Natur sein müssen, erschüttert sein.

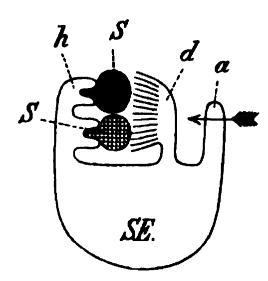


Fig. 28.
Schematische Darstellung eines synthetischen Ergatiden (*SE*). *h* haptophore Gruppen, *S* zwei verschiedene Substratmoleküle, *d* desophore Gruppe, *a* auxophore Gruppe (der Pfeil deutet die Wirkungsrichtung der absorbierten Energie an).

Übrigens ist im Kap. 3 bereits ein Beispiel erörtert worden, welches die Gleichwertigkeit von Fermentation und Synthese ohne weiteres darlegt. Die genaue Analyse des Kontraktionsvorganges führte zur Annahme von fermentativen und von synthetischen Ergatiden in den Muskelfibrillen, die beide gleichwertige Teilchen einer unstreitig lebenden Substanz sind. Zugleich wurde gezeigt, daß zwischen den fermentativen Ergatiden starke Anziehungskräfte sich äußernd gedacht werden müssen, da ohne die Annahme solcher intermolekularer Kräfte die Kontraktion ganz unverständlich bleibt. Es erscheint also die Isolierung dieser Ergatiden ohne weiteres mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden, wenn nicht ganz unmöglich, während Gleiches nicht für die synthetischen Ergatiden gilt, die kaum in innigerer Beziehung zu den benachbarten Teilchen stehen dürften, als es im allgemeinen in Plasmakörnern der Fall ist. Nun lassen sich aber Beispiele anführen, die sogar erweisen, daß der Zusammenhalt

synthetischer Ergatiden ein sehr loser sein und ganz aufgehoben werden kann, ja im Leben bestimmter Plasmakörner ganz aufgehoben wird. Somit muß hier nochmals mit Nachdruck betont werden, daß die Isolierbarkeit von Plasmateilchen keinen Rückschluß auf deren tote oder vitale Natur gestattet. Allerdings sei einschränkend hinzugefügt, daß von den isolierbaren synthetischen Ergatiden nicht erweisbar ist, ob sie dauernd weiter zu funktionieren vermögen, wobei jedoch nicht aus der Unfähigkeit zur Funktion auf den toten Zustand geschlossen werden kann (siehe unten). Hier scheint noch ein weites Feld für Experimente offen, das bis jetzt noch gar nicht bearbeitet ist.

Wir müssen in den Chlorophyllkörnern noch eine zweite Art von synthetischen Ergatiden annehmen. Der hier gebildete Zucker wird nur zum Teil in den Säftestrom abgegeben, zum anderen Teil wird er, wie bereits erwähnt, als Stärke in den Körnern gespeichert. Die Bildung der Stärke $(C_6H_{10}O_5)n$ ist auch eine Synthese, die unmöglich den gleichen Ergatiden, welche den Zucker bilden, zugeschrieben werden kann. Dafür spricht, außer der Spezifität der Fermentationen etc., auch die Beobachtung, daß Stärke in solchen Zellen auftritt, die den Zucker nicht selbst bilden, sondern ihn aus dem Säftestrom entnehmen. Die Bildung der Stärke ist ein Speicherungsvorgang, welcher der übermäßigen Anhäufung des Zuckers in den Zellen, wodurch eine störende Veränderung des Zellturgors herbeigeführt werden würde, entgegenwirkt, indem der kostbare Nährstoff in fester Form niedergeschlagen wird. Bei den Tieren darf ebenfalls der Zuckergehalt des Blutes einen gewissen Prozentsatz nicht überschreiten, wenn nicht schädliche Folgen eintreten sollen (Diabetes); hier wird der Zucker in Glykogen überführt, das vor allem in der Leber und in den Muskeln sich anhäuft. — Die anscheinend befremdliche Annahme, daß in ein und derselben Kornart zwei differente synthetische Ergatidarten vorkommen sollen, wird dadurch akzeptabler gemacht, daß notwendigerweise den Chlorophyllkörnern außer den reduzierenden Ergatiden noch eine zweite Art fermentativer zuzuschreiben ist. Es muß ihnen auch die Fähigkeit der Diastasebildung zukommen, da die gespeicherte Stärke nur nach Spaltung in löslichen Zucker zur Assimilation und wohl auch zur Verbrennung verwendet werden kann. (siehe über die Vereinigung zahlreicher Biomolekülarten auf engstem Raume unter *C.*)

B. Nutrition und Speicherung.

Wir trafen also in den Chlorophyllkörnern zwei Arten synthetischer Ergatiden an, von denen die eine löslichen Zucker, die andere

feste geformte Stärke aus dem Zucker aufbaut. Beide Prozesse sind scharf zu unterscheiden; nirgends sonst erscheinen sie an einerlei Körner gebunden, es lassen sich vielmehr zwei Arten von Plasmakörnern feststellen, deren eine nur flüssige, deren andere nur feste Nährstoffe, sogenannte Reservestoffe, produziert. Die ersteren Körner sind als nutritorische oder Nährkörner, die anderen als Speicherkörner zu bezeichnen. Die Nährkörner sind, mit Ausnahme der reduzierenden Farbkörner, die aber neben der Nutrition noch die Speicherung und Fermentation ausüben, bis jetzt nur zu erschließen, nicht sicher nachweisbar. Sie sind an jenen Punkten im Organismus vorauszusetzen, wo Fermentationsprodukte aufgenommen werden; sie müssen also bei Tieren, welche einen Darm besitzen, in den Nährzellen vorhanden sein und es ist gerade aus ihrer Anwesenheit die Resorption der Nährstoffe aus dem Darmlumen zu erklären. Daß diese Resorption allein durch die Aktivität der Nährzellen vermittelt wird, daran zweifelt heutzutage wohl niemand mehr und wird durch bestimmte Befunde direkt erwiesen. Bei niederen Tieren erweist sich so wie so die Verdauung, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, als intracelluläre und zwar in den Nährzellen sich abspielende; die Bedeutung letzterer markiert sich also sehr deutlich, wenn auch eine Vorverdauung durch Fermente selbst bei Cnidariern nachzuweisen ist. In allen anderen Fällen, wo die Nährstoffe den Nährzellen flüssig zuströmen und ohne Pseudopodienbildung aufgenommen werden können, erfolgt diese Aufnahme nicht, wie man früher annahm, durch osmotische Wirkung, bedingt durch die größere Konzentration des Inhalts der Blut- und Lymphgefäße gegenüber dem Darminhalt. Daß es die Darmzellen selbst sind, die die Aufnahme vermitteln, geht mit Evidenz daraus hervor, daß die an die Gefäße abgegebenen Nährstoffe zum Teil nicht die gleichen wie die aus dem Darm aufgenommen sind.

Die Peptone gelangen nur in sehr geringen Mengen in die Blutkapillaren; sie werden in den Nährzellen und, wie es scheint, auch in den Lymphzellen der Mukosa, in Eiweiße umgewandelt und erst diese an die Kapillaren (nicht an die Chylusbahnen!) abgegeben. Es ist übrigens nachgewiesen, daß kein einziger pflanzlicher Eiweißkörper bei den Tieren mit ganz übereinstimmenden Eigenschaften wiederkehrt (Drechsel). Besonders interessant ist das Verhalten der Nährzellen gegen Fettsäuren. Ein Teil der Nahrungsfette wird von der Darmwand direkt resorbiert, wie auch der Zucker und ein Teil des Eiweißes; ein anderer Teil aber wird durch das Steapsin des Pankreas in Glyzerin und Fettsäure gespalten, die beide, vor allem aber die Fettsäuren, vom Epithel resorbiert und wieder zu Neutralfett synthetisch zusammengesetzt werden, so daß in die Säfte nur ge-

ringe Mengen freier Fettsäuren in verseiftem oder emulsioniertem Zustande gelangen. Man kann auch statt mit neutralem Fett allein mit Fettsäuren füttern; trotzdem erfolgt in den Nährzellen die Synthese, wobei das in der Nahrung nicht enthaltene Glyzerin vermutlich aus Zucker oder aus den stickstofffreien Gruppen der Eiweiße gebildet wird (siehe Näheres in BUNGES Physiologie).

Aus diesen Beispielen ergibt sich die Unentbehrlichkeit der Nährzellen für die Nahrungsaufnahme. Wir müssen uns überhaupt vorstellen, daß es die Affinität der haptophoren Gruppen nutritorischer Ergatiden ist, die die Nährstoffe des Darmes in die Zellen einführt, also die Resorption vermittelt. Welchen Körnern aber diese Ergatiden angehören, ist zur Zeit nicht sicher anzugeben. Es lassen sich allerdings in vielen Nährzellen gerade in unmittelbarer Benachbarung an das Darmlumen feine Granulationen nachweisen, die immer im wesentlichen die gleiche Beschaffenheit zeigen; auch die Stäbchensäume, die vielen Nährzellen zukommen, scheinen in Beziehung zur Resorption zu stehen und es dürften an ihrer Bildung bestimmte Granulationen partizipieren. Hierfür spricht wenigstens, daß zwischen den Stäbchensäumen (Fig. 29) der Dünndarmzellen und dem nutritorischen Sark der Magenzellen (sogenannte Schleimpfröpfe; siehe Näheres in meiner Histologie) ein direkter Übergang besteht. Aber mit Sicherheit ist die Bedeutung dieser Granulationen bis jetzt nicht festgestellt und somit über die in den Nährzellen gewiß vorhandenen nutritorischen Körner nichts Bestimmtes auszusagen.

Viel besser bekannt als die Nährkörner sind die Speicherkörner. Zu diesen gehören drei Gruppen von Plasmakörnern. Die einen lagern Nährstoffe als Reservematerial in sich ab (trophische Körner), die anderen speichern Exkretstoffe (Exkretkörner) und die dritten feste Stoffe, welche zum Aufbau der Stützsubstanzen des Körpers Verwendung finden. Die letzteren können als Stereomkörner bezeichnet werden. Unter den trophischen Körnern sind vor allem solche, die Eiweißstoffe, die Fette und die Kohlenhydrate speichern zu unterscheiden. Eiweißstoffe speichern die Dotterkörner der tierischen Genitalzellen und die Aleuronkörner der Pflanzensamen; vielleicht sind auch die Pyrenoide der Chlorophyllkörner gespeicherte Eiweißkörper. Fettkörner sind bei den Tieren weit verbreitet. Kohlenhydrate werden bei den Pflanzen fast ausschließlich in Form von Stärke, bei den Tieren in Form von Glykogen, das sich vor allem in den Leberzellen und Muskeln anhäuft, gespeichert. Die Stärke tritt, wie schon erwähnt, in den Farbkörnern, aber auch in farblosen, spezifischen

Stärkekörnern der Wurzeln und Samen auf. Sie häuft sich in den ersteren oft in großer Quantität an und bildet zunächst kleine Körperchen, die vielfach regelmäßig in einer konzentrischen Schicht in Umgebung des centralen Pyrenoids, falls dieses überhaupt vorhanden ist, sich verteilen, in anderen Fällen zu einem einheitlichen geschichteten großen Körper verfließen, der bei maximalem Wachstum einseitig aus der lebenden Substanz hervorragt, so daß diese ihm wie eine Kappe anhaftet. (Fig. 30.) Auch an den ungefärbten Stärkekörnern (Amyloplasten), deren Form nach der Pflanzenart verschieden ist, läßt

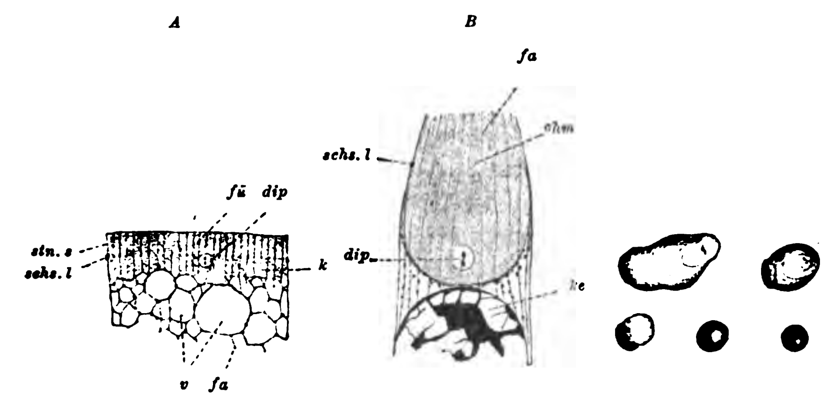


Fig. 29. Salamandra maculosa, Larve. Distale Enden von Nährzellen des Dünndarms (*A*) und des Magens (*B*, Magenzelle). *dip* Doppelkörner (Centralkörner), *fa* Fäden, *chm* Körnelung des nutritorischen Sarks, *fü* Füllsubstanz des Stäbchensaumes (*stn. s*), *k* Zellkörnelung, *ke* Kern, *v* Vakuole, *schl. l* Schlußleiste. Nach K. C. Schneider.

Fig. 30. Chlorophyllkörner mit verschieden großen Stärkekörpern aus dem Stengel von Pellionia Daveauna. Nach Pfeffer.

sich ein Rest plasmatischer Substanz nachweisen. Aber gerade aus der auffallenden Tatsache, daß jeder Pflanzenart eine besondere Form von Stärkekörpern zukommt, ist mit Sicherheit zu schließen, daß auch in die Körper lebende Substanz einging (Wiesner). Die den Körpern zu Grunde liegende lebende Substanz kann nur ein Haufen von speichernden Ergatiden sein, die sich, wie die Fermentkörner der Nesselzellen, von einem Bildungspunkt aus im Amyloplasten entwickeln dürften. Aus gewissen, sich reichlich vermehrenden Assimilatoren gehen durch Reifung Ergatiden hervor, deren Funktionsleistung schon erfolgt, während sie noch im Korn vereinigt sind; denn ihnen strömt das Substrat, an welchem sie sich betätigen, zu, während die fermentativen Ergatiden es in sehr vielen Fällen nur außerhalb der Zellen, in denen sie entstehen, antreffen, es also aufsuchen müssen, was zur Ausstoßung und Verflüssigung der Körner führt.

Die speichernden Ergatiden reißen wie die nutritorischen aut Grund chemischer Verwandtschaft der haptophoren Gruppen zum Substrat dieses an sich und stoßen das synthetische Produkt wieder ab. Indessen ist diese Abstoßung infolge des physikalischen Charakters des Speicherproduktes keine vollständige. Die Moleküle der Speicherprodukte neigen zur Einnahme stabiler Gleichgewichtslagen und haften deshalb fest aneinander. Daher wird sich das Ergatid nach und nach mit einem Mantel von Speichermolekülen umgeben und schließlich für den Zutritt weiterer Substratmengen unzugänglich werden. Zugleich kann ein Zerfall des Plasmakorns eintreten. Wenn durch die Umhüllung der Ergatiden mit Molekülen des Speicherproduktes die ursprünglichen Kohäsionsbedingungen des ganzen Korns zu stark verändert werden, kommt es zur Zerbröckelung oder vollständigen Verflüssigung der Körner. Zerbröckelung können wir an Dotterkörnern sehen, die in eine feine Granulation zerfallen, bevor sie ganz flüssig werden, während dagegen Fettkörner, die ursprünglich auch von fester Konsistenz sind, leicht zerfließen. Es kann auch zur Vereinigung mehrerer oder vieler Körner zu größeren Klumpen oder Schollen kommen, was bei Dotter und Exkreten oft beobachtet wird. Wieder in anderen Fällen vereinigen sich die Körner (oder die Ergatiden?) zu umfangreichen geformten Gebilden, wie zähen Schleimmassen, Häuten, Fibrillen, mannigfaltig gestalteten Skelettstücken u. a., in denen feinere Strukturen nicht nachweisbar sind, in denen also die mit dem Speicherprodukt beladenen Ergatiden sehr gleichartig verteilt erscheinen.

Daß es sich bei diesen Speicherungen wirklich um synthetische Ablagerung chemischer Stoffe in lebenden Körnern handelt und die Körner nicht etwa selbst ausschließlich aus chemischen Stoffen bestehen, wie meist angenommen wird, dafür sprechen zahlreiche Befunde. Die Speicherkörner zeigen gewöhnlich eine charakteristische Form und Reifungserscheinungen. Ein Dotterkorn, z. B. aus einem Tritonei (Fig. 31), ist beim ersten Auftreten von winziger Größe und zeigt weder zu basischen noch zu sauren Farbstoffen Verwandtschaft. Es wächst zu beträchtlicher Größe heran, wird zuerst basophil, dann acidophil und nimmt eine regelmäßige längliche und rundlichgeeckte Form an. Jedes dieser großen, reifen Körner geht nachweislich aus einem kleinen, zunächst kugelrunden Plastiden hervor. Wollten wir annehmen, daß die Dotterkörner nur Ansammlungen von aus den Säften ausgeschiedenen Nährstoffen in krystalloider Form repräsentieren, so wäre der Wechsel in der Färbbarkeit der wachsenden Körner, ferner die im wesentlichen übereinstimmende Größe der ausgebildeten Körner und deren gleichmäßige Form ganz unverständlich. Man vergleiche mit den Dotterkörnern die krystallinischen Aus-

fällungen der Nährstoffe in den Säften, um die Bedeutung der hier für die vitale Natur des Dotters geltend gemachten Gründe ganz würdigen zu können. Die Exkretkörner verhalten sich entsprechend den Dotterkörnern, indem sie wachsen, ihre Färbbarkeit ändern und bestimmte, oft recht auffallende Formen annehmen. Von Krystallen chemischer Stoffe zu reden, ist ausgeschlossen, da die Körner beim Wachsen Form und Chemismus ändern. Es kann sich also nur um vitale Gebilde handeln, welche die bei reicher Anhäufung in den Säften des Organismus schädlichen Stoffe an sich reißen und in sich aufspeichern, wie z. B. den Harnstoff, die Harnsäure, Guanin und viele andere. Bei den in den Nierenzellen gelegenen Exkretkörnern kommt es häufig zum Zerfall und es werden die Speicherstoffe dann in flüssigem Zustande nach außen befördert; andere Nierenzellen stoßen die Exkretkörner in toto aus. Bei den nicht sekretorischen Exkretzellen verharren die Körner mitsamt ihren Speicherstoffen dauernd im Sark, so z. B. im Fettkörper der Insekten, der sich nach und nach immer mehr mit Exkretstoffen beladet.

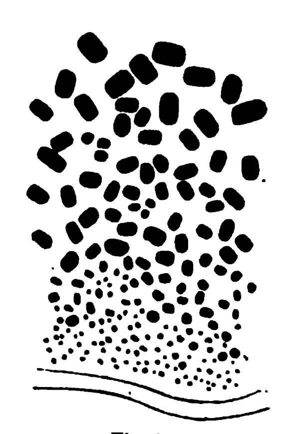


Fig. 31.
Triton, Anschnitt eines Eies, um die Entwicklung der Dotterkörner zu zeigen.

Auch für gewisse Arten von Fettkörnern wurde Entwicklung derselben aus Plastiden von völlig abweichendem Verhalten angegeben (Altmann). Die Fettkörner zerfließen im reifen Zustand zu Tröpfchen und vereinigen sich mit anderen zu umfangreichen Fettkugeln, welche oft die ganze Zelle erfüllen. Gleiche Neigung zur Bildung größerer Ballen, Schollen und Klumpen, die die ganze Zelle erfüllen können, zeigen die Elemente, welche das Glykogen speichern und die infolge dieser Neigung, ganz im Gegensatz zu den nahe verwandten Stärkekörnern, als Plastiden noch nicht bekannt sind. — Schöne Beispiele von Speicherzellen sind die Kalkzellen der Mollusken und Lumbriciden, deren Körner zunächst sich leicht mit Hämatoxylin färben und erst später den phosphorsauren Kalk in sich ablagern. Gespeicherter Kalk charakterisiert auch die Grundsubstanz des Knochens, deren genauere Entstehung noch ebenso unbekannt ist wie die der Bindesubstanzen im allgemeinen, der leimgebenden Fasern und der Knorpelgrundsubstanz, sowie der Cellulose im speziellen. Manche Befunde sprechen dafür, daß die Bindesubstanzen, z. B. die elastischen Fasern, aus Granulationen hervorgehen, die wohl aus Bindezellen nach Art eines Sekretes abgeschieden

werden. Es dürften Beziehungen zum Schleim vorliegen, der in den Schleimzellen in Form von Körnern entsteht. Diese mucinhaltigen Körner werden ausgestoßen und verfließen zu zähen Massen von mannigfaltiger Bedeutung.

Es fragt sich allerdings, ob die Schleimkörner als echte Speicherkörner gedeutet werden können. Die Ansicht ließe sich vertreten, daß im Schleim nicht Stoffe in der oben geschilderten Weise gespeichert sind, sondern daß der Schleim die reifen Ergatiden selbst repräsentiert, welche eine eigenartige Reifung erfahren haben. Das gleiche dürfte vielleicht auch für die Bindesubstanzen gelten. Die Bedeutung dieser Veränderungen wäre darin zu suchen, daß sie die reifen Ergatiden zum Eingehen fester Verbände, zu mechanischen (Stütz- und Schutz-)Leistungen geeignet machen würden. Solche Ergatiden könnten dann nachträglich noch Stoffe speichern, was z. B. für die Grundsubstanz der Knochen, die erst kalkfrei, später aber kalkhaltig ist, zutreffen würde.

Es wird in vielen Fällen schwer halten zu entscheiden, ob bestimmte Substanzen der Organismen durch Speicherung chemischer Stoffe in Plasmakörnern oder durch eigenartige Reifung der Körner selbst entstehen. Jedenfalls kommt eine Fülle von Substanzen in Betracht, die noch sehr ungenügend in Hinsicht auf ihre Entstehung erforscht sind und deren genauere Kenntnis viel Neues und Überraschendes bieten dürfte. So unsicher daher auch die im obigen gegebene Beurteilung mancher willkürlich herausgegriffener Substanzen der Organismen ist, so erhebt sie doch wenigstens in einer Richtung Anspruch auf einen ziemlich hohen Grad von Richtigkeit, nämlich insoweit sie die Bildung anscheinend toter Produkte an lebende Ergatiden knüpft. Es ist noch keineswegs erwiesen, daß alle als tot verschrieenen Bestandteile des Organismus, wie z. B. die Bindesubstanzen, die Cellulosewandungen,*) die Horngebilde, die Cuticulae, Schalen und Skelettstücke wirklich ausschließlich aus anorganischen Stoffen bestehen. Das Beispiel des Schleims und der echten Speicherkörner macht es vielmehr in hohem Maße wahrscheinlich, daß diese Gebilde entweder durchaus aus vitalen Teilchen, gleich den Fermenten, bestehen oder solche wenigstens enthalten und daß gerade diese letzteren die Bildung der charakteristischen chemischen Stoffe vermittelt haben. Die speichernden Ergatiden müssen tot erscheinen, wenn sie von einem dichten Mantel gespeicherter Moleküle umgeben sind und derart die

*) Die Bildung dieser aus lebendem Plasma wird besonders von Wiesner vertreten.

Annäherung weiterer Substratmengen unmöglich wurde. Sie dürften aber ebensowenig tot, d. h. funktionsunfähig sein, wie die fermentativen Ergatiden, welche so lange zersetzend wirken, bis sie wirklich durch Gifte oder Temperaturerhöhung abgetötet wurden. Könnte man speichernde Ergatiden von dem Mantel, der ihnen anhaftet, befreien, so würden sie ohne Zweifel zu neuer Speicherung sich befähigt erweisen. Immerhin kann im allgemeinen gesagt werden, daß Speicherkörner nach maximaler Beladung mit dem Speicherprodukt für den Organismus in Hinsicht auf die Speicherung ihre Bedeutung verloren haben dürften. Eine erneute Speicherung erscheint überhaupt nur bei jenen Körnern, welche Nährstoffe in sich ablagern, möglich; aber gerade diese trophischen Körner müssen, wenn sie nicht bereits bei der ersten Speicherung zerfallen sind, durch die Einwirkung der Fermente, welche die Speicherstoffe spalten und verflüssigen, in ihre Ergatiden zerlegt werden und geraten dann in den Säftestrom, wo sie jedenfalls früher oder später dem Untergang anheimfallen.

C. Eiweißstoffwechsel.

Zum Schluß des Kapitels sei eine kurze Übersicht über die Bildung und Verwertung des Eiweißes, der wichtigsten unter den drei Arten von Nährstoffen (Eiweiß, Kohlenhydrate, Fette) gegeben. Diese Übersicht ist zunächst von Nutzen in Hinsicht auf das folgende Kapitel, in welchem die Ansichten verschiedener Autoren über das Wesen der vitalen Vorgänge diskutiert werden sollen. Außerdem wird dabei die Lösung einer Frage von hervorragender Wichtigkeit, nämlich der Frage nach der Bedeutung des großen obligaten Eiweißkonsums in den Organismen, angestrebt und es scheint, als wenn eine solche Lösung bei Berücksichtigung der bereits in diesem Buch mitgeteilten Befunde nicht ausgeschlossen sei.

Die Eiweißkörper (Proteïnstoffe) entstehen nur in den Pflanzen. In den Tieren werden nur die niedrig organisierten Peptone und Albumosen in höher organisierte Körper übergeführt (über Pflügers und Verworns entgegenstehende Ansicht siehe das folgende Kapitel). Zur Bildung bedarf es des Kohlenstoffs, Wasserstoffs, Sauerstoffs, Stickstoffs und Schwefels; bei den Nukleoalbuminen und Nukleoproteïden auch des Phosphors. (Auf andere seltenere Bestandteile [Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen] kann hier nicht eingegangen werden.) Uns interessiert zunächst die Beschaffung der einzelnen Baumaterialien.

Phosphor und Schwefel entstammen dem Erdboden und werden in Form von Phosphaten und Sulfaten aufgenommen. Gewisse

Bakterien vermögen ihren Schwefelbedarf auch aus dem bei der Fäulnis entstehenden Schwefelwasserstoff zu decken. Aus den genannten Salzen werden die Phosphorsäure und Schwefelsäure durch die reichlich in den Pflanzen vorhandenen organischen Säuren, z. B. Oxalsäure, frei gemacht. Während nun aber die Phosphorsäure direkt zur Synthese verwertbar sein dürfte, da in den Eiweißkörpern nachweislich der Phosphor an Sauerstoff gebunden ist, muß dagegen die Schwefelsäure reduziert werden, weil der Schwefel in den Eiweißkörpern nicht an Sauerstoff, sondern an Wasserstoff gebunden ist. Bei der Zersetzung der Proteïde durch Fäulnis, Alkalien und Säuren wird immer Schwefelwasserstoff abgespalten; dagegen bei Zersetzung phosphorhaltiger Körper Phosphorsäure, nicht Phosphorwasserstoff. Nach Loew soll daher der Schwefelwasserstoff ganz allgemein den Ausgangsstoff für die schwefelhaltigen Komplexe der Proteïde bilden; von der Schwefelsäure würde der Sauerstoff durch die reduzierende Kraft des Plasmas abgespalten (siehe unten Weiteres).

Der Stickstoff wird in sehr verschiedener Weise gewonnen. Zunächst ist hervorzuheben, daß gewisse Bakterien den freien molekularen Stickstoff der Luft direkt zur Synthese verwenden. Es sind dies die sogenannten Stickstoff- (nitrifizierenden) Bakterien (*Clostridium pasteurianum* Winogradsky), die anaërob leben; ferner die von Hellriegel zuerst eingehend studierten, in den Wurzelknöllchen der Leguminosen symbiotisch und aërob lebenden Formen (*Bacillus radicicola*), welche den freien Stickstoff in so großer Menge binden und verarbeiten, daß nicht nur der Stickstoffbedarf auch der Wirte gedeckt, sondern selbst der Boden an Stickstoffverbindungen bereichert wird. Zu bemerken ist jedoch, daß bei reichlicher Anwesenheit von Nitraten im Erdboden die Knöllchenbakterien die Resorption des freien Stickstoffs einstellen und sich zu dieser übrigens auch in Kulturen außerhalb der Leguminosenwurzeln unbefähigt erweisen. Bei der Resorption werden Ammoniak oder Amide gebildet.

Die höheren Pflanzen (Algen und Metaphyten) verwenden für die Eiweißsynthese vor allem die Nitrate, seltener die Ammoniaksalze, des Bodens; auch der Ammoniak der Luft findet Verwendung. Zur Wanderung in den Leitbahnen und zur Speicherung sind nur die Nitrate geeignet, da der Ammoniak, der durch die Blätter aufgenommen wird, und die Ammoniaksalze, z. B. das Ammoniumkarbonat, giftig wirken. Gerade die letzteren und vor allem der Ammoniak selbst erscheinen aber zur Eiweißsynthese besonders geeignet, da in den Eiweißkörpern der Stickstoff, ebenso wie der Schwefel, an Wasserstoff, nicht an Sauerstoff gebunden ist. Von Loew wird daher direkt der Ammoniak als eine der Ausgangssubstanzen für die Synthese bezeichnet

(siehe unten). Die Vorliebe vieler Pflanzen für die Nitrate ergibt sich wohl nur aus deren ungiftigen Eigenschaften; denn die Verwendung des in der Salpetersäure enthaltenen Stickstoffs zur Eiweißsynthese setzt unbedingt eine Reduktion der Salpetersäure voraus. — Die parasitischen und saprophytischen Pflanzen, also vor allem die Pilze, vermögen ihren Stickstoffbedarf nur aus Amidoverbindungen und einfach organisierten Eiweißkörpern (Peptonorganismen) zu decken. Doch finden sich Übergänge zu den Nitrat- und Ammoniakorganismen; so wächst z. B. *Penicillium glaucum* auch gut in Lösungen, die als einzige Stickstoffquelle Ammoniumnitrat enthalten.

Auch von Nitrilen vermag die Eiweißsynthese auszugehen. So ist von Treub die Ausnützung der Blausäure durch *Pangium edule* erwiesen worden.

Der Kohlenstoff kann den verschiedensten organischen Verbindungen entnommen werden. In den chromophyllhaltigen Pflanzen kommt natürlich in erster Linie der in den Farbkörnern entstehende Zucker in Betracht, der sich im Säftestrom über den ganzen Organismus ausbreitet. Bei den Bakterien liegen aber die mannigfaltigsten Bedingungen vor und es seien als differente Kohlenstoffquellen z. B. angeführt: Milchsäure, Zitronensäure, Glyzerin, Essigsäure, Methyl- und andere Alkohole, Glykokoll, Ameisensäure (weitere Stoffe siehe in der Zusammenstellung bei O. Loew). Aus der Tatsache, daß sogar Stoffe mit nur einem Atom Kohlenstoff im Molekül (z. B. Ameisensäure) von manchen Mikroben verwertet werden können, folgert Loew, „daß auch die einfachste zur Eiweißbildung taugliche Atomgruppe nur ein Atom Kohlenstoff im Molekül hat". Er schließt daraus und aus der weiteren Tatsache, daß ein und dieselbe Mikrobenart, trotz sehr verschiedenen Stoffangebots, immer ein und dasselbe Eiweiß bildet, daß auch der Ausgangsstoff für die Synthese überall der gleiche ist. Als solchen Ausgangsstoff kann er aber nur den Formaldehyd betrachten, der ja nach ihm auch der Ausgangsstoff für die Zuckersynthese ist.

Aber der Formaldehyd erscheint seiner Giftigkeit wegen für die Eiweißsynthese ebenso ungeeignet wie für die Zuckersynthese. Es ist interessant, daß Loew für die Bildung des wichtigsten Nährstoffs drei Ausgangsstoffe (Ammoniak, Schwefelwasserstoff und Formaldehyd) annimmt, die alle drei Plasmagifte vorstellen und auch innerhalb der Zellen nicht nachzuweisen sind. Daß damit die Loewsche Eiweißtheorie, die im übrigen in ihrem Ausgehen von sehr einfach gebauten Verbindungen bedeutungsvoll erscheint, an Wert verliert, liegt auf der Hand und sie hat sich auch bis jetzt nur geringen Beifalls erfreut. Denn die Annahme, daß entweder die betreffenden giftigen Substanzen nur

in dem Verhältnis gebildet werden, als sie unmittelbar Verwendung finden können, oder daß, falls mehr von ihnen gebildet wird, dieses Plus momentan in andere unschädliche Verbindungen umgewandelt wird, also z. B. Formaldehyd in Zucker, Ammoniak in Asparagin, Schwefelwasserstoff zurück in Sulfate (pag. 90), diese Annahme erscheint doch zu sehr erkünstelt, als daß ihr wirkliche Berechtigung zugesprochen werden könnte. Für LOEW war sie aber von großer Wichtigkeit, da er aus der Vereinigung von Formaldehyd und Ammoniak ein intermediäres Produkt ableitete, aus dessen Kondensation sich fast ohne weiteres, bei Angliederung von Schwefelwasserstoff, Eiweiß nach der LIEBERKÜHNschen Formel

$$C_{72}H_{112}N_{18}SO_2$$

ergab. Dabei bleibt aber zu berücksichtigen, daß das intermediäre Produkt (Aldehyd der Asparaginsäure) bis jetzt gar nicht bekannt ist und unter gewöhnlichen Umständen bei der Bindung von Formaldehyd an Ammoniak ein ganz anderes Produkt, nämlich Hexamethylentetramin, entsteht. Ferner erscheint bei Eiweißbildung durch Kondensation des Asparaginsäurealdehyds das Auftreten der bekannten Spaltungsprodukte des Eiweißes bei Behandlung mit Salzsäure oder Trypsin recht problematisch. Es verdient daher die LOEWsche Theorie nur von dem einen Gesichtspunkt aus Beachtung, daß sie der besonders bei Bakterien festzustellenden erstaunlichen Schnelligkeit der Eiweißbildung genügend Rechnung trägt, während in dieser Hinsicht die herrschende Anschauung, nach der „zuerst viele kompliziertere Radikale von Amidosäuren, hydroxylierte und nichthydroxylierte Benzolkerne, der Indolkomplex und die Basen der Protamingruppe gebildet werden“, weniger zu genügen scheint.

Indessen wird man doch die Annahme zahlreicher intermediärer Produkte, die gleichzeitig nebeneinander auftreten und eine eigenartige Verkettung erfahren, aufrecht erhalten müssen. Dafür spricht, daß einerseits die Aufspaltung des Eiweißes durch Pepsin und Trypsin, die eine überaus schonende ist, zahlreiche Amidoverbindungen (Kerne der Fettreihe) liefert, die wohl im Eiweiß präformiert sein dürften, und anderseits Eiweiß aus solchen Amidoverbindungen aufgebaut werden kann. Es ist nachgewiesen, daß in den Pflanzen Asparagin und andere Amide beim Eiweißzerfall entstehen, aber unter Beteiligung von Zucker wieder zur Eiweißsynthese Verwendung finden. Unterbleibt die Zufuhr von Zucker, wie man es im Samen durch Verdunkelung erzielen kann, so häuft sich Asparagin massenhaft an. Gibt man nun auch die Möglichkeit einer Eiweißsynthese aus Amidoverbindungen und Zucker, die in Hinsicht auf die aromatischen Kerne des Eiweißes jedenfalls ziemlich kompliziert verlaufen und von Spaltungen be-

gleitet sein muß, zu, so ist dadurch doch erst die eine Hälfte des synthetischen Vorgangs dem Verständnis näher gerückt. Die erste Hälfte, die Bildung der verschiedenen Eiweißkerne, bleibt jedoch noch ganz unbekannt.

LOEW gibt eine Formel an, nach welcher Asparagin durch Verbindung von Zucker und Ammoniak in folgender Weise entstehen könnte:

$$2NH_3 + C_6H_{12}O_6 + 3O_2 = C_4H_8N_2O_3 + 2CO_2 + 5H_2O.$$

Gegen diese Formel ist die Giftigkeit des Ammoniaks geltend zu machen; für den Fall einer Amidbildung, wenn ausschließlich als Kohlenstoffquelle z. B. Essigsäure oder Ameisensäure zur Verfügung stehen, also nach LOEW Formaldehyd einen der Ausgangsstoffe repräsentiert, wäre auch gegen diesen der gleiche Einwand zu erheben. Wie könnte man sich nun in solchem Falle eine Eiweißsynthese vorstellen? Es empfiehlt sich da, der Zuckersynthese zu gedenken. Statt vom Formaldehyd ist bei dieser (siehe Anfang des Kapitels) vom Kohlenstoff selbst auszugehen. Berücksichtigen wir weiter, daß gewisse Bakterien nachweislich den freien Stickstoff zu binden vermögen und daß bei Reduktion der Nitrate auch freier Stickstoff auftreten kann, so drängt sich der Gedanke auf, daß bei der Synthese der Amidosäuren, aromatischen und heterozyklischen Kerne von den Elementen Kohlenstoff und Stickstoff ausgegangen wird. Gegen diese Annahme spricht allerdings, daß der atmosphärische Stickstoff, der die Gewebe passiert, von diesen nicht — außer bei den oben angeführten Bakterien — absorbiert wird; es gilt jedoch zu berücksichtigen, daß der sogenannte Luftstickstoff in molekularem Zustande sich befindet, während er aus den stickstoffhaltigen chemischen Verbindungen im atomistischen Zustand frei wird. Somit erscheint die Möglichkeit, daß Stickstoff neben dem Kohlenstoff direkt zur Eiweißsynthese Verwendung findet, doch gegeben. — Vielleicht wird auch der Schwefel direkt und nicht als giftiger Schwefelwasserstoff dem entstehenden Eiweißmolekül eingegliedert. Jedenfalls ist die Möglichkeit nicht zu bestreiten, da *Beggiatoa* den Schwefelwasserstoff zu Schwefel und Wasser zu oxydieren vermag und tatsächlich reinen Schwefel im Sark speichert und jedenfalls auch zur Eiweißsynthese verwendet. Somit braucht man also nicht die zur Giftbildung führende Bindung des Stickstoffs und Schwefels an Wasserstoff anzunehmen und die Reduktion der Schwefel- und Salpetersäure würde völlig der der Kohlensäure entsprechen.

Durch eine solche Anschauung wäre die denkbar breiteste Basis für die Beurteilung der Eiweißsynthese gewonnen. In Hinsicht auf die zahlreichen (30—40) diffe-

renten Kerne der Eiweißstoffe, die unter Umständen alle von einer so einfachen Kohlenstoffquelle wie Methylalkohol aus entstehen, erscheint am besten die Annahme des Ausgangs von den Elementen berechtigt, denn es müßten sonst eine Menge untergeordneter intermediärer Prozesse angenommen werden, was in Rücksicht auf die fabelhafte Schnelligkeit, mit der sich häufig die Eiweißbildung vollzieht, zu vermeiden ist. Die reduzierend wirkenden Ergatiden würden für alle Kernsynthesen das gleiche Ausgangsmaterial zur Verfügung stellen, so daß weitere intermediäre Prozesse entfallen würden. Ein Bambusstamm von nur 3 *cm* Durchmesser bildet in der Stunde etwa 6 *ccm* Bambusmasse, was einer Produktion von Milliarden von Eiweißmolekülen entspricht (Loew); ein Spaltpilz vermehrt sich bei günstiger Ernährung binnen 24 Stunden aufs Trillionenfache; die Eiweißbildung muß sich also durch große Einfachheit auszeichnen. Wir können nun annehmen, daß jedem Eiweißkern ein synthetisches Ergatid entspricht, das Kohlenstoff und Stickstoff, nebst Wasser, beziehungsweise den durch Reduktion gewonnenen Wasserstoff und geringe Sauerstoffmengen, in entsprechender Quantität an seine haptophore Gruppe bindet und durch Funktionsleistung der Arbeitsgruppe, unter Mitwirkung der Hilfsgruppe, die Synthese des Kerns vollzieht. Für jedes Ergatid wäre eine bestimmte haptophore Gruppe charakteristisch; es könnten demnach gleichzeitig auf engem Raume, etwa in einem einzigen Plasmakorn sämtliche Kerne entstehen, die nun ihrerseits durch indirekte Kohlenstoffverkettung (Hofmeister) zu pepton- oder eiweißähnlichen Komplexen verbunden würden. Diese Kernverkettung wäre der zweite Schritt der Eiweißsynthese. Die betreffenden Kerne würden dabei wieder an besondere Ergatiden gebunden, deren haptophore Gruppen eine ungemeine räumliche Ausdehnung besitzen müßten. Je nach der Veranlagung der Gruppen wäre natürlich die Verkettung der Kerne eine differente; es ergäben sich somit differente eiweißartige Produkte, die nun ihrerseits wieder zum Aufbau der verschiedenen hochorganisierten Proteïnkörper Verwendung finden. Auch für diesen dritten Schritt wären besondere Ergatiden anzunehmen.

Diese Hypothese verlangt eine große Zahl von differenten synthetischen Ergatiden, gegen deren Annahme man vielleicht Bedenken tragen wird. Berücksichtigt man aber die Fülle verschiedener Fermente*), deren jedes einer Einzelspaltung, nicht einer ganzen Serie

*) Auch Hofmeister hält die Anwesenheit zahlreicher Fermente, bis 30 und mehr, in einer Zelle, z. B. in der Leberzelle, für durchaus annehmbar. Mit Sicherheit erscheinen aus der Leberzelle bis jetzt etwa zehn Ergatidarten bekannt.

von Spaltungen angepaßt ist; bedenkt man ferner die außerordentliche Befähigung des Organismus, spezifisch angepaßte Antitoxine zu produzieren, die in den meisten Fällen überhaupt noch niemals vom betreffenden Plasma gebildet wurden und bei denen die Differenz vor allem, wenn nicht so gut wie ausschließlich, den haptophoren Gruppen zukommt (Kap. 5); so dürfte die Annahme zahlreicher Arten von synthetischen Ergatiden minder gewagt erscheinen, ja man müßte eigentlich a priori direkt eine große Mannigfaltigkeit voraussetzen, da eben im Organismus jeder Reaktion eine spezifische Substanz entspricht (siehe auch Kap. 10). Zu berücksichtigen ist ferner die Individualität der gleichen Eiweißkörper in verschiedenen Tierarten und sogar in verschiedenen Individuen einer Art. So sind nach HUPPERT die Hämoglobine verschiedener Tierarten verschieden, was sich ohne weiteres an ihrer Krystallform kundgibt. Die farbige Substanz (Hämatin) ist dabei immer dieselbe, dagegen ihr Träger, das Eiweiß, different. Cholsäure ist verschieden bei Rindern, Schweinen und Gänsen; der Mensch besitzt neben der Cholsäure der Rinder noch eine weitere Art. Die verschieden konsistenten Fette differenter Tiere haben verschiedene chemische Zusammensetzung. Ausschließlich den Hunden kommt die Kynurensäure zu, während Thioschwefelsäure bei Hunden und Katzen nachgewiesen wurde. Gegen Morphium verhalten sich die Tiere sehr verschieden; eine Ziege verträgt 20 *g* salzsaures Morphium, ohne in Schlaf zu sinken. Hier findet also das Gift keine Angriffspunkte (haptophore Gruppen) im Organismus, was ja auch für manche Toxine gilt. Das Nukleom (Chromatin) der Samenzellen ist verschieden von dem der Gewebszellen, und zwar chemisch einfacher gebaut (MATHEWS). — Ganz im allgemeinen kann man hinsichtlich der tierischen Eiweißkörper sagen, daß sie sich sämtlich von den pflanzlichen unterscheiden. Aus den durch die Verdauung gewonnenen Trümmern des Nahrungseiweißes werden in den Nährzellen und später in den übrigen Gewebszellen die eigenartigen, für jede Tierart charakteristischen hochkomplizierten Moleküle aufgebaut. Selbst individuelle Differenzen der Chemismen lassen sich bei manchen Tierarten nachweisen. So nehmen Foraminiferen (*Orbitolites*, *Amphistegina*) ohne weiteres eigene, künstlich losgetrennte Pseudopodien auf, dagegen nicht Pseudopodien anderer Individuen derselben oder einer fremden Art (JENSEN).

Alle diese Mannigfaltigkeiten im Bau der Eiweißkörper, beziehungsweise der Biomoleküle, bleiben unverständlich, wenn man mit LOEW

Diese alle als Fermente zu bezeichnen, wie HOFMEISTER es tut, geht nicht an; es handelt sich dabei auch um Kollosen. HOFMEISTFR sucht jedoch alle vitalen Vorgänge auf Fermentationen zurückzuführen, was in keiner Weise haltbar ist.

als einziges intermediäres Produkt der Eiweißsynthese den Aldehyd der Asparaginsäure annimmt, aus dem durch Kondensation das Eiweiß entstehen soll. Sie erklären sich dagegen leicht bei Annahme von Differenzen in den haptophoren Gruppen der eiweißbildenden synthetischen Ergatiden, denen natürlich auch eine differente Verkettung der Amide etc. entsprechen muß. Das eigenartige Wesen jedes einzelnen Organismus wird derart dem Verständnis wesentlich näher gerückt.

In den Tieren vollzieht sich nur der dritte Schritt der oben skizzierten Eiweißsynthese, nämlich die Bildung der komplizierteren Eiweißkörper aus den einfachen (Peptonen, Albumosen). Die Tiere sind also sogenannte Peptonorganismen. Ein Teil des mit der Nahrung eingeführten Eiweißes wird direkt von den Nährzellen des Darms aufgenommen. Das übrige wird, soweit es nicht nach außen abgeht, durch Pepsin und Trypsin in Peptone gespalten, aus denen in den Nährzellen wieder Eiweiß aufgebaut wird. Etwas Pepton gelangt auch direkt ins Blut und findet sich im Harn wieder. Obgleich das Trypsin auch, wie bemerkt, die höheren Eiweißkörper zu spalten vermag, so liegt seine Hauptbedeutung doch in der Spaltung der Peptone, welche in die eigentlichen Eiweißkerne zerlegt werden. Als Amidosäuren ergeben sich Leucin, Glykokoll, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Ornithin, Lysin, Histidin; von aromatischen Kernen sei Tyrosin erwähnt; dazu gesellen sich noch die heterozyklischen Kerne der Pyrrol-, Indol- und Pyridinreihe. Diese Eiweißkerne vermag das Trypsin ebensowenig, wie z. B. die Hippursäure, zu spalten; es vermag auch nicht aus dem so labilen Asparagin den Ammoniakrest abzuspalten, was ganz besonders deutlich die Spezifität der Fermentwirkung erweist. Auch in den Pflanzen werden die Eiweißkörper durch Trypsinverdauung in die genannten Kerne zerlegt. Diese selbst dienen im Tier der Atmung und werden zu Kohlensäure und Wasser, unter Bildung von Ammoniak, der sich an die Kohlensäure bindet (Ammoniumkarbonat), verbrannt. Aus Ammoniumkarbonat und Milchsäure, die ihrerseits sich von stickstofffreien Zerfallsprodukten des Eiweißes (Minkowski) ableitet oder auch bei der intramolekularen Veratmung der Kohlenhydrate entsteht, wird synthetisch (bei den Vögeln nachweislich in der Leber) Harnsäure aufgebaut, die nach außen gelangt. Auch Harnstoff kann synthetisch aus dem kohlensauren Ammon hervorgehen; er wird ferner durch ein besonderes Enzym direkt aus höheren Molekularkomplexen in der Leber abgespalten (Richet). Eine weitere Quelle des Harnstoffes scheint das Kreatin zu sein (Bunge). Schließlich ist als Endprodukt der Eiweißzersetzung noch die Hippursäure zu erwähnen, die durch Synthese von Benzoësäure und Glykokoll, also von Spaltungsprodukten des Eiweißes, in der

Niere entsteht. — Ganz im Gegensatz zu diesem Verhalten der Tiere, welche das Eiweiß der Nahrung, soweit es nicht zur Bildung lebender Substanz Verwendung findet, vollständig zerstören, so daß aus dem Stickstoffgehalt des Harns der Eiweißkonsum direkt bestimmt werden kann, gehen die Pflanzen sehr schonend mit den durch Spaltung isolierten stickstoffhaltigen Eiweißkernen (ob mit allen bleibt fraglich) um und verwerten sie zu neuer Eiweißsynthese. Dagegen werden die stickstofffreien Zerfallsprodukte veratmet, da es der Zufuhr von Zucker zur erneuten Synthese bedarf (siehe oben).

In neuester Zeit ist von PFLÜGER und besonders scharf von VERWORN aus Gründen, die im nächsten Kapitel zur Sprache kommen, die Ansicht vertreten worden, daß auch in den Tieren Eiweiß synthetisch gebildet wird. Folgender Gedankengang führte VERWORN zu dieser unhaltbaren Ansicht. Von LIEBIG stammt die Anschauung, daß das Eiweiß die Quelle der Muskelarbeit ist. Wie im Kap. 3 bereits ausgeführt wurde, ist diese Anschauung nur in gewissen Grenzen richtig. Experimente (vor allem VOITS) lehrten nämlich, daß der Organismus die angestrengteste Muskelarbeit bei genügender Zufuhr von Kohlenhydraten und Fetten leisten kann, ohne daß der Stickstoffgehalt des Harns wesentlich steigt. Daraus war zur Evidenz erwiesen, daß bei der Kontraktion stickstofffreie Substanzen verbrannt werden. Indessen brauchen diese nicht notwendigerweise von den stickstofffreien Nährstoffen sich abzuleiten. PFLÜGER zeigte vielmehr, daß auch bei reiner Eiweißnahrung volle intensive Muskeltätigkeit möglich ist. Da nun die Entstehung von Kohlenhydraten (und Fetten) aus Eiweiß experimentell erwiesen wurde und die im Muskel verbrauchte Energie vielfach mit Sicherheit aus der intramolekularen Veratmung von Kohlenhydraten abgeleitet werden muß, so folgt, daß es stickstofffreie Spaltungsprodukte des Eiweißes sind, die bei reiner Eiweißnahrung für die Muskeltätigkeit in Betracht kommen. Erst neuerdings hat man auch aus Serumglobulinen stickstofffreie Komplexe, und zwar Hexosen (Glukose und Lävulose), gewonnen.

Es zeigte sich nun durch weitere PFLÜGERsche Experimente, daß *bei reiner Eiweißnahrung und gleichem Kostmaß sowohl in der Ruhe wie auch bei der Arbeit* die Stickstoffausscheidung im Harn die *gleiche* ist. VERWORN glaubt diese auf den ersten Blick befremdende Tatsache nur durch die Annahme erklärbar, daß bei der Arbeit im Muskel aus den stickstoffhaltigen Zerfallsprodukten, unter Zuhilfenahme von stickstofffreien Reservestoffen, Eiweiß synthetisch gebildet und darauf aufs neue zerstört wird. Diese

Annahme ist aber vollkommen überflüssig. Denn nicht die Spaltung des Eiweißes in seine immer noch relativ sauerstoffarmen Kerne dient als ergiebige Kraftquelle, wenn sie natürlich auch nicht gänzlich bedeutungslos ist; von wesentlicher Bedeutung kann nur die Verbrennung der Spaltprodukte sein. Da nun weder VERWORN die Verbrennung der stickstoffhaltigen Kerne annimmt, noch überhaupt direkte Beweise für dieselbe bei der Muskeltätigkeit vorliegen, so können es immer nur die stickstofffreien Spaltprodukte sein, die für den Energiegewinn im Muskel in Betracht kommen. Die Eiweißregeneration hätte also für den Muskel gar keine Bedeutung. Es erklärt sich aber die gleichgroße Stickstoffausscheidung im Harn bei den verschiedenen PFLÜGERschen Experimenten sehr einfach durch die Annahme, daß bei der Zersetzung des Eiweißes im Ruhezustand des Tieres die stickstofffreien Spaltprodukte gespeichert, bei der Zersetzung im Tätigkeitszustand dagegen veratmet werden. Das einzig bemerkenswerte Moment, das sich aus diesen wie aus zahllosen anderen Versuchen ergibt, ist der Nachweis, daß das mit der Nahrung eingeführte Eiweiß nicht gespeichert, sondern sämtlich verbraucht wird. Gespeichert werden nur die Kohlenhydrate (als Glykogen) und Fette; nachweislich auch die stickstofffreien Spaltprodukte des Eiweißes in Form von Glykogen oder Fett, nicht (ausgenommen bei der Dotterbildung) aber das Eiweiß selbst. — Somit erscheint die PFLÜGER-VERWORNsche Hypothese einer Eiweißbildung im Tier durchaus unnotwendig und das sogenannte Dogma vom Unvermögen der Tiere zur Eiweißbildung durchaus zu Recht bestehend.

Es spricht unleugbar der Umstand, daß ein der Stickstoffzufuhr im wesentlichen entsprechendes Stickstoffquantum immer im Harn erscheint, aufs entschiedenste für die Unfähigkeit der Tiere zur Eiweißsynthese. Wenn eine Synthese stattfände, so könnte unmöglich ein so auffälliges Wechselverhältnis bestehen. Die Exkretion erhöht sich mit erhöhter Eiweißzufuhr und sinkt, bis auf ein gewisses Minimum, bei sinkender Eiweißzufuhr; das Wechselverhältnis ist also ein vollkommenes. Nur bei Unterschreitung eines Minimums der Zufuhr tritt eine Differenz ein. Die Stickstoffausscheidung beharrt nämlich auf der minimalen Quote, die also die Zufuhr jetzt an Menge übertrifft; ja bei verstärktem Hungerzustand tritt sogar eine rapide Steigerung der Ausscheidung ein, da jetzt die lebende Substanz selbst angegriffen wird. Reichliche Zufuhr von Kohlenhydraten und Fetten nützt in diesem Falle so gut wie nichts; das Eiweiß ist unentbehrlich.

Diese Tatsache der Nichtentbehrlichkeit des Eiweißes im Stoffwechsel, sowie auch die der Nichtspeicherbarkeit desselben bleiben befremdlich. Es ergibt sich daraus zunächst die außerordentliche Bedeutung der Eiweißzersetzung für die Arbeitsleistungen des Organismus, von denen allerdings gerade die Muskelarbeit nur bedingt in Betracht kommt. Eiweiß deckt die übrigen Nährstoffe vor dem Verbrauch; es wird deshalb von PFLÜGER mit Recht als „Urnahrung“ bezeichnet, während die Kohlenhydrate und Fette nur eine für bestimmte Zwecke verwendbare „Ersatznahrung“ repräsentieren. Man könnte nun die Ansicht vertreten, daß der Organismus deshalb kein Eiweiß speichert, weil er selbst aus Eiweiß besteht. Nur in den Genitalzellen wird Eiweiß angehäuft, aber nur zu dem Zweck, um bei der Entwicklung neuen Plasmas Verwendung zu finden; der reife Organismus, der so gut wie gar kein Plasma mehr bildet (siehe das nächste Kapitel), speichert auch kein Eiweiß.*) Es wäre das im Grund für ihn gleichbedeutend mit fortdauerndem Wachstum und wir sehen ja auch in der Tat, daß bei niederen Tieren, deren Organe weit minder differenziert und die daher auch nicht so scharf an eine bestimmte Größe angepaßt sind, daß gesteigerte Eiweißzufuhr direkt zur Volumzunahme, verminderte Zufuhr dagegen zur Volumabnahme führt. Überernährte Protozoen erreichen zum Teil relativ riesige Größe, unterernährte werden dagegen zu Zwergen (R. HERTWIG). Wachstum ist also die einzig mögliche Form der Eiweißspeicherung bei Tieren und auch, wie nicht übergangen werden darf, bei Pflanzen. Daß nicht alle Tiere beliebig ihr Volumen zu vergrößern und zu verkleinern vermögen, erweist eine scharf ausgeprägte Veranlagung der Organisation. Diese Organismen müssen daher alles zugeführte Eiweiß verbrennen, auch wenn sie daraus keinen Nutzen ziehen können. Es ist übrigens zu berücksichtigen, daß die stickstofffreien Komplexe nicht mit den stickstoffhaltigen verbrannt werden, wenn kein Bedarf für sie vorliegt; sie können, wie schon erwähnt, als Kohlenhydrate oder Fette gespeichert werden.**) Aus allen diesen Gründen liegt kein Grund vor von einer Luxuskonsumption des Eiweißes zu reden, wie es bei den Physiologen, mit Ausnahme von VOIT z. B., beliebt ist.

*) Die CHARKOT-LEYDENschen Krystalle des Knochenmarkes, welche Eiweißkrystalle sein sollen und als Reserveeiweiß gedeutet werden, finden auch im gleichen Sinne Verwendung. Man erinnere sich, daß das Knochenmark eine Stelle fortdauernder Bildung von Blut und Lymphzellen ist.

**) Zur Synthese des Fettes aus Kohlenhydraten und stickstofffreien Zerfallsprodukten des Eiweißes ist auch das Tier befähigt.

Literatur.

1870. **Baeyer, A. v.**, in: Ber. D. chem. Ges.

1901. **Bunge, G. v.**, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2. Bd. Leipzig.

1888. **Heidenhain, R.**, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 43. Suppl.

1888. **Hellriegel, —**, Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und der Leguminosen. — Siehe auch: Ber. bot. Ges. 1889.

1903. **Hertwig, R.**, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Centralbl. Bd. 23.

1901. **Hofmeister, F.**, Die chemische Organisation der Zelle. Braunschweig.

1902. **Hofmeister, F.**, Über den Bau des Eiweißmoleküls, in: Naturwiss. Rundschau. Jahrg. 17. Nr. 42.

1896. **Huppert, D.**, Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Prag.

1896. **Jensen, P.**, Über individuelle physiologische Unterschiede zwischen Zellen der gleichen Art, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 62.

1869—1870. **Kraus G.**, in: Jahrb. wiss. Botanik. Bd. 7.

1857. **Liebig, —** in: Chemische Briefe.

1870. **Liebig, —**, Über Gärung, über Quelle der Muskelkraft und Ernährung. Leipzig und Heidelberg.

1889. **Loew, O.**, in: Bericht D. chem. Ges. Bd. 21, oder in Centralbl. Phys.

1898. **Loew, O.**, Die chemische Energie der lebenden Zellen. München.

1888. **Loew, O. & Bokorny, T.**, Die chemische Beschaffenheit des protoplasmatischen Eiweißes nach dem gegenwärtigen Stand der Unters., in: Biol. Centralbl.

1895. **Macallum, A. B.**, On the Distribution of Assimilated Iron Compounds, other than Haemoglobin and Haematins, in Animal and Vegetable Cells, in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) V. 38.

1897. **Mathews, A.**, Zur Chemie der Spermatozoen, in: Zeit. Phys. Chemie. Bd. 23.

1886. **Minkowski. —**, Über den Einfluß der Leberexstirpation auf den Stoffwechsel. in: Arch. exp. Path. Pharmakol. Bd. 21.

1897. **Pfeffer, W.**, Pflanzenphysiologie. Leipzig.

1891. **Pflüger, E.**, Die Quelle der Muskelkraft, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 50.

1892. **Pflüger, E.**, Über Fleisch- und Fettmästung, ibidem. Bd. 52.

1893. **Pflüger, E.**, Über einige Gesetze des Eiweißstoffwechsels, in: Archiv Phys. Pflüger. Bd. 54.

1901. **Reinke, J.**, Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.

1894. **Richet, —**, in: Compt. Rend. T. 118 und in: C. R. soc. biol.

1893. **Schöndorff, —**, In welcher Weise beeinflußt die Eiweißnahrung den Eiweißstoffwechsel der tierischen Zelle? in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 54.

1895. **Treub, —**, in: Ann. Jardin bot. Buitenzorg, Bd. 13.

1901. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. Jena. 3. Aufl.

1870. **Voit, —**, Über die Entwicklung der Lehre der Quelle der Muskelkraft und einiger Teile der Ernährung seit 25 Jahren, in: Zeit. Biol. Bd. 6.

1881. **Voit, —**, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung, in: **Hermanns** Handbuch der Physiol. Bd. 6.

1886. **Wiesner. J.**, Untersuchungen über die Organisation der vegetativen Zellhaut, in: Sitz. Ber. Akad. Wien. Bd. 93.

1891. **Wiesner, J.**, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.

1893 und 1894. **Winogradsky, —**, in: Compt. Rend. Bd. 116 und 118.

8. Kapitel.

Kritik der Pflüger-Verwornschen Zersetzungstheorie u. a.

Im folgenden soll eine Hypothese der Kritik unterzogen werden, die von PFLÜGER 1875 aufgestellt wurde und in neuester Zeit besonders durch VERWORN als Biogenhypothese entschiedene Vertretung findet. Sie geht von der Tatsache aus, daß die lebende Substanz relativ leicht zersetzlich ist, im Vergleich mit den toten Nährstoffen, aus denen sie sich aufbaut. Zucker, Fette und Eiweißkörper werden an der Luft nicht vom Sauerstoff angegriffen; man kann Eiweißkörper jahrelang unzersetzt aufbewahren, wenn man sie nur vor dem Zutritt der Fäulnisbakterien schützt. Zu ihrer künstlichen Spaltung bedarf es ebenso der Anwendung intensiver Gewaltmittel, wie es für die künstliche Synthese der bis jetzt im Laboratorium hergestellten Kohlenhydrate und Abbauprodukte des Eiweißes (z. B. der Hippursäure) notwendig ist, ganz im Gegensatz zu den Vorgängen im Plasma, wo sowohl Spaltungen, Verbrennungen und Synthesen mit der größten Leichtigkeit ausgeführt werden. Im Organismus selbst erscheinen dem unbefangenen Auge die lebenden Substanzen resistenter als die Nährstoffe (siehe später); nur im Vergleich zum Verhalten der außerhalb des Körpers befindlichen Stoffe ist die lebende Substanz wenig widerstandsfähig, da sie durch Spuren von Gift, durch Wasserentziehung und unbedeutende Temperatursteigerung abgetötet, d. h. in stabilere Chemismen übergeführt wird. Von dieser Tatsache ging PFLÜGER aus als er seine Zersetzungstheorie aufstellte; aber er beschränkte sich dabei nicht allein auf den wirklich beobachteten Zerfall des Plasmas, sondern führte als Gründe für die Richtigkeit seiner Theorie sogleich eine Reihe von Beobachtungen an, die durchaus nicht in seinem Sinne beweisend sind, sondern ganz anders gedeutet werden können.

Er sagt (pag. 311): „Eine Wahrheit, die allen Biologen auf Schritt und Tritt entgegenkommt, ist die ganz erstaunliche Zersetzbarkeit fast aller lebender Materie, wobei ich die Einwirkung von Fermenten gar nicht in Betracht ziehe. Diese Zersetzbarkeit ist die Ursache der Reizbarkeit. Sind es nicht wahrhaft verschwindend

kleine lebendige Kräfte, die in einem Lichtstrahl wirkend, die gewaltigsten Wirkungen in der Retina und dem Gehirn hervorrufen? Ist nicht die leise Erschütterung, welche eine über einen bloßliegenden Muskel fahrende Nadelspitze erzeugt, hinreichend, eine sofortige Zuckung mit gleichzeitiger Bildung von Kohlensäure und Milchsäure zu veranlassen? Wie ganz minimal sind die lebendigen Kräfte der Nerven, mit Hilfe deren sie die Vorgänge, also auch den Chemismus in den Organen in der mächtigsten Weise zu steigern vermögen; wie ganz wunderbar klein die Mengen gewisser Gifte, die ein großes lebendes Tier total vernichten. — Ich glaube also nicht, daß ich einen Widerspruch erfahre, wenn ich die lebendige Materie als nicht bloß erstaunlich zersetzlich, sondern als sich immerfort zersetzend ansehe. Ich spreche eigentlich nur eine Tatsache aus, da es kein Mittel in der Welt gibt, diese Zersetzung aufzuhalten, so daß wir sie als eine notwendige Eigenschaft der lebendigen Materie ansehen müssen, die in ihrer molekularen Anordnung den letzten Grund hat."

In dieser Begründung ist Erwiesenes mit Unerwiesenem durcheinander gemischt. Was erwiesen ist, wurde schon oben angeführt; unerwiesen ist z. B., daß die Vorgänge in der Retina und im Gehirn Zersetzungen der lebenden Substanz repräsentieren. Hinsichtlich der Muskelzuckung sei auf Kap. 3 verwiesen, wo die Konstanz der lebenden Fibrillenteilchen bei der Funktion wahrscheinlich gemacht wurde. Daß Pflüger doch Widerspruch erfährt, wenn er die lebende Materie als erstaunlich zersetzlich ansieht, geht aus Voits Stellungnahme hervor, der p. 298 (Hermanns Handbuch VI, 1. Teil) sagt: „Nach den Resultaten meiner Versuche ist das nicht organisierte gelöste Eiweiß leichter zersetzlich, nach der Anschauung von Pflüger dagegen das organisierte." Ich schließe mich der Voitschen Ansicht voll und ganz an; bevor sie jedoch ausführlicher begründet werden soll, seien die Anschauungen der Gegner näher dargelegt.

Pflüger ging also von der Anschauung aus, daß die lebende Substanz leicht zersetzlich sei, und schloß daraus auf eine besondere, äußerst labile chemische Konstitution derselben, die schon durch geringe Erschütterungen zum Zerfall gebracht werde. Entsprechend dem Stoffwechsel, welcher sich als Abgabe und Aufnahme von Stoffen innerhalb des Organismus charakterisiert und so recht das wesentliche Moment der Lebensvorgänge vorstellt, nahm er ferner an, daß auf den Zerfall, der zur Bildung von Dissimilationsprodukten (Hering) führt, eine Regeneration der lebenden Substanz, vermittelt durch Assimilation von Nährstoffen, folge. Die lebende Substanz steht im Centrum des Stoffwechsels, der durch ihre Zersetzung betrieben wird.

„Der Lebensprozeß ist die intramolekulare Wärme höchst zersetzbarer und durch Dissoziation — wesentlich unter Bildung von Kohlensäure, Wasser und amidartigen Körpern — sich zersetzender, in Zellsubstanz gebildeter Eiweißmoleküle, welche sich fortwährend regenerieren." Eingeleitet wird der Zerfall durch die Aufnahme des Sauerstoffs in die lebende Substanz, die an sich, wie KEKULÉ hervorgehoben hat, nicht Sauerstoff genug besitzt, um allen Kohlenstoff zu Kohlensäure und allen Wasserstoff zu Wasser zu oxydieren. „Das beweist also, daß, wenn die lebendigen Moleküle trotzdem fortwährend Sauerstoff anziehen, er notwendig bald auch wieder austreten muß, sobald die Bedingungen zur Bildung von Kohlensäure und Wasser gegeben sind. Wie also die Blausäure zum großen Teil durch Dissoziation sich zersetzt, weil der Stickstoff sofort Ammoniak bildet, wenn ihm dazu Gelegenheit geboten wird, so zersetzt sich die lebendige Substanz zum Teil deshalb, weil der intramolekulare Sauerstoff, sobald er Gelegenheit findet, Kohlensäure und Wasser zu bilden, sofort in diese Kombination eingeht."

Mit diesen Andeutungen begnügte sich indessen PFLÜGER nicht, sondern arbeitete seine Zersetzungstheorie weiter aus. Da er der Ansicht ist, daß die lebende Substanz aus Eiweiß (von ihm „lebendes Eiweiß" genannt) bestehe, so galt es ihm vor allen Dingen eine Ursache für das plötzlich so veränderte Verhalten des Nahrungseiweißes bei seiner Umbildung in Plasma ausfindig zu machen. Dieser Absicht leistete folgender Gedanke Genüge. Im toten Eiweiß befinden sich die Stickstoff- und Kohlenstoffatome vorwiegend im stabilen Zustand der Amide (p. 334); bei der Umbildung in lebendes Eiweiß sollen diese Atome nun in cyanartige Beziehungen treten, um beim Absterben des Eiweißmoleküls wieder in den Ausgangszustand zurückzukehren. Durch die Einführung des Cyans ins Molekül würde, da die Cyanradikale mit großer Kraft ausgerüstet sind, ein Moment starker innerer Bewegung gegeben sein. Daß aber Cyan in der lebenden Materie vorhanden sei, erschließt PFLÜGER daraus, daß in der Harnsäure und anderen stickstoffhaltigen Produkten „der regressiven Metamorphose, wie z. B. im Kreatin, Kreatinin, Guanin", das Radikal Cyan enthalten ist. „Ich behaupte deshalb, daß das lebendige Eiweiß den Stickstoff großenteils nicht in der Form des Ammoniaks, sondern des Cyans enthält." „Keines dieser Zersetzungsprodukte des lebenden Eiweißmoleküles, die zum Teil aus Cyanverbindungen künstlich wirklich dargestellt wurden, ist jemals aus totem Eiweiß erhalten worden." In einem lebenden Eiweißmolekül aber, dessen Atome wegen der cyanartigen Bindung „in den mächtigsten Oszillationen" begriffen sind, genügt ein geringer Reiz, um die intramolekulare Bewegung derart zu

steigern, daß sich die Atome periodisch nahezu in statu nascendi befinden. Dabei wird sich leicht Gelegenheit zur Annäherung von Sauerstoff- und Kohlenstoffatomen geben, die, entsprechend ihren starken Affinitäten zueinander, zu Kohlensäure sich verbinden. Die intramolekular gebildete Kohlensäure tritt nach außen, während an die frei gewordenen Affinitäten Nährstoffe und Sauerstoff gebunden werden.

Man sieht, der Kern der Hypothese liegt darin, daß die mächtigen Affinitäten des Kohlenstoffs (und Wasserstoffs) zum Sauerstoff innerhalb des Eiweißmoleküls nicht momentan, sondern nach und nach, durch Vermittlung der starken Atombewegung, wie sie die Cyanradikale, besonders auf Reize hin, bedingen, befriedigt werden. „Kohlensäure als geschlossenes Molekül kann niemals in einem anderen enthalten sein, sondern nur bei einer Zersetzung entstehen, wobei die Affinitäten, welche der abtretende Kohlenstoff, resp. Wasserstoff und Sauerstoff vorher sättigte, nunmehr frei geworden sind. Je zahlreicher aber die durch Dissoziation sich bildenden Kohlensäuremoleküle sind, um so zahlreicher sind auch die in der Zeiteinheit in der Zelle entstehenden freien Verwandtschaften."

Die Pflügersche Hypothese mußte insofern eine geringe Modifikation erfahren, als es heutzutage nicht mehr angeht, die lebende Substanz direkt als lebendes Eiweiß zu bezeichnen, da in manchen Plasmen kompliziertere Eiweißverbindungen (Nukleoalbumine, Plastin) nachgewiesen wurden, die zum Teil ganz andere Eigenschaften haben. Auch die Annahme, daß Cyanradikale nur für die lebende Substanz, nicht für totes Eiweiß charakteristisch seien, erwies sich als unrichtig, da es Hofmeister gelang, aus letzterem Harnstoff, in dem das Cyanradikal enthalten ist, darzustellen. Auch entstehen die stickstoffhaltigen Exkrete, wie Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure u. a., nicht direkt beim Zerfall des „lebenden Eiweißes", sondern werden aus anderen Zerfallsprodukten (Kohlensäure, Ammoniak, Amidosäuren u. a.) sekundär synthetisch aufgebaut. Diese Modifikationen berühren zwar nicht das Wesentliche der Cyanhypothese, doch ist dieselbe von neueren Autoren nicht weiter ausgearbeitet worden. Nur Allen führt gleich Pflüger die behauptete große Labilität der lebenden Substanz auf Eigenschaften des Stickstoffs zurück, wenn er dabei auch nicht gerade den Cyanverbindungen desselben eine besonders hervorragende Bedeutung beimißt. Jedenfalls ist nach ihm der großen chemischen Aktivität des Stickstoffs in Hinsicht auf das Verständnis der vitalen Vorgänge Rechnung zu tragen. Detmer spricht nur im allgemeinen von den „eigentümlichen Bewegungen der Atome im lebendigen Eiweiß-

molekül", „durch welche eine stetige Dissoziation derselben (Lebenseinheiten) in stickstofffreie und stickstoffhaltige Bestandteile bewirkt wird". Die ersteren fallen dem Atmungsprozeß, der sich also nicht innerhalb der lebenden Substanz selbst vollzieht, anheim, während die letzteren sich zu Eiweißmolekülen regenerieren. Nach LOEW sind es die Aldehyd- und Amidogruppen, welche der lebenden Substanz ihre Labilität verleihen. Er nimmt aber nicht an, daß diese Labilität den Zerfall des Plasmas herbeiführt; sie dient ihm nur zur Erklärung der katalytischen Wirkung, welche er der lebenden Substanz zuschreibt. Auf seine Anschauungen wird weiter unten zurückzukommen sein (auch über die Ansichten von KASSOWITZ siehe später).

Am meisten ausgearbeitet wurde die Zersetzungstheorie durch VERWORN. Nach VERWORN steht im Mittelpunkt des Stoffwechsels das Biogen, eine sehr komplizierte labile Substanz, deren Elementen er aus unhaltbaren Gründen die Bezeichnung Molekül strittig macht. Das Biogen findet sich ausschließlich im Zellleib, dem Kern soll es fehlen. Diesem wird, wie schon früher bemerkt, allein die Rolle eines Reservoirs, vor allem von Sauerstoff, zugeschrieben. An den Biogenmolekülen unterscheidet VERWORN als Kern einen Benzolring und außerdem verschiedenartige Seitenketten, von denen die einen stickstoff- oder vielleicht eisenhaltig sind und als Rezeptoren für den Sauerstoff dienen, während andere Kohlenstoffketten von Aldehydnatur das Brennmaterial für die oxydative Dissoziation des Moleküls liefern. „Die funktionellen Oxydationsprozesse finden im Biogenmolekül, nicht erst an dessen Zerfallsprodukten statt (gegen DETMER und LOEW)." „Durch die intramolekulare Einfügung des Sauerstoffs an der Rezeptorengruppe erhält das an sich sehr labile Molekül den Höhepunkt seiner Zersetzlichkeit. Bei der funktionellen Dissoziation geht Sauerstoff von der Rezeptorengruppe an die Aldehydgruppe der Kohlenstoffkette über und tritt mit dem Kohlenstoffatom derselben als Kohlensäure aus. Mit dieser funktionellen Dissoziation des Biogenmoleküls sind die wesentlichen energetischen Leistungen der lebendigen Substanz verknüpft. Bei der Restitution findet einerseits eine neue Aufnahme und Bindung von O an der wie eine Oxydase als Sauerstoffüberträger wirkenden Seitenkette statt und anderseits werden die an der Kohlenstoffkette frei gewordenen Affinitäten sofort wieder durch passende kohlenstoffhaltige Gruppen gebunden." „Neben der funktionellen Dissoziation, bei welcher der ganze stickstoffhaltige Teil des Biogenmoleküls erhalten bleibt, geht . . . noch ein destruktiver Zerfall einher . . . der mit Stickstoffausscheidung verbunden ist." „Für die Prozesse der Restitution nach dem funktionellen Zerfall . . . schafft die nötigen Bedingungen die Einrichtung der Zelle und ihrer Diffe-

renzierungen.“ „Das Rohmaterial für die Herstellung der passenden Bausteine liefern in erster Linie die von außen aufgenommenen Stoffe (O und Nahrung). Für Zeiten des Mangels aber sind daneben noch Reservedepots von Sauerstoff und Nahrung in der Zelle vorhanden, und zwar überwiegt stets der Reservevorrat an Nahrung ganz bedeutend den Vorrat an Sauerstoff. Die Zubereitung und Verarbeitung zu geeigneten Bausteinen für die restitutiven Prozesse besorgen die Enzyme.“

Wie man sich nun aber auch den Bau der Biomoleküle im einzelnen vorstellen mag, jede Vorstellung darüber ist belanglos, wenn sie zur Erklärung einer Erscheinung dienen soll, die an und für sich durchaus in Abrede gestellt werden muß und auch von bewährten Physiologen und physiologischen Chemikern (VOIT und LOEW) bestritten wird. Aus der Tatsache des Stoffwechsels kann nicht auf Zerfall und Regeneration der lebenden Substanz geschlossen werden, denn beide Vorgänge sind weder erwiesen, noch wären sie in der Weise wie PFLÜGER, VERWORN und andere meinen, vorstellbar. Alle Beobachtung spricht dafür, daß der Stoffwechsel — soweit er nicht die Neubildung lebender Substanz, also das Wachstum der Organismen und den Ersatz für tatsächlich nachweisbare Verluste zur Folge hat — allein auf der Zersetzung der Nahrungsstoffe beruht und sich zwar unter dem Einflusse der lebenden Substanz, aber nicht unter Umwandlung der Nährstoffe in solche und darauffolgende Zerstörung derselben, abspielt. Es gibt eine ganze Reihe von Gründen, die aufs entschiedenste gegen einen Zerfall der lebenden Substanz bei deren Funktion sprechen. Sie sollen im folgenden angeführt werden.

Besonders VOIT hat gegen die Annahme einer kontinuierlichen Zersetzung und Regeneration der lebenden Substanz Einspruch erhoben. Er zitiert zunächst die bekannten Fälle, in denen tatsächlich lebende Substanz am ausgewachsenen Organismus leicht nachweisbar entsteht und verbraucht wird. Es werden Genitalzellen, Blut und Lymphzellen immer neu gebildet oder die ersteren wenigstens in ihrer Entwicklung gefördert. Die Genitalzellen gelangen nach außen und die Blut- und Lymphzellen gehen früher oder später zu Grunde. Bei den Vertebraten regeneriert sich das Körperepithel mit den davon abstammenden Hornsubstanzen dauernd; bei Avertebraten werden die Cuticulae und Chitinpanzer neugebildet oder, wie auch die Schalen, durch Anlagerung neuer Schichten verstärkt. In allen Fällen handelt es sich um Neubildung lebender Substanz, die dem Untergang geweiht

ist. Dasselbe gilt auch für jene Teile des Bindegewebes und Skeletts, die der Resorption anheimfallen. Sekret- und Exkretkörner entstehen fortwährend und werden ausgestoßen; die chromatische Kernsubstanz (Nukleom) erneuert sich gleichfalls. Bei Krankheit und Hunger kann es zu verstärkter Zerstörung lebender Substanz kommen, welche Verluste im normalen Zustand wieder ausgeglichen werden. Bemerkenswert ist, daß die Geschlechtsorgane unter Umständen, z. B. bei den Lachsen, auf Kosten anderer Organe (Rumpfmuskulatur) ausgebildet werden können. Im allgemeinen ist aber der Umsatz der lebendigen Substanz am ausgebildeten Organismus ein geringfügiger, wie schon aus der Tatsache, daß fast sämtlicher Stickstoff der Eiweißnahrung wieder im Harn erscheint, hervorgeht.

Berücksichtigen wir nun die mitgeteilten Befunde über die Kontraktionen (Kap. 3), Reduktionen (Kap. 4), Fermentationen (Kap. 5) und Atmungen (Kap. 6), so ergibt sich, daß von einem Zerfall der dabei in Frage kommenden lebenden Substanz, als welche notwendigerweise auch die Fermente, Enzyme und Oxydasen aufgefaßt werden mußten, nicht die Rede sein kann. Aus Kap. 7 ging hervor, daß auch die Synthesen keinen Plasmazerfall voraussetzen lassen; es wird ferner dasselbe für die Assimilationen und Reizfunktionen wahrscheinlich gemacht werden können (Kap. 9 und 10). In den Centralkörnern beobachten wir lebende Elemente durch zahlreiche Generationen hindurch dauernd existierend. Vollzöge sich ein kontinuierlicher Wechsel des Plasmas, so bliebe die Erscheinung des Alterns vollkommen rätselhaft. Man verstünde nicht, warum z. B. getrübte Stellen der Linse, Hornhautflecken, Narben in der Haut, überhaupt Defekte sich durchs ganze Leben erhalten. Ganz unerklärbar aber wäre vor allem die Erscheinung des Gedächtnisses. Denn dieses ist, wie im Kap. 10 besprochen werden wird, an lebende Elemente gebunden, die sich notwendigerweise so lange erhalten müssen, als wir uns bestimmter Eindrücke zu entsinnen vermögen; es ist aber bekannt, daß gerade Erinnerungen aus der Kindheit bis ins Greisenalter ausdauern.

In Hinsicht auf diese Tatsachen bleibt es gleichgültig, ob man eine rasche oder eine allmähliche Auswechslung der Bausteine des Plasmas annimmt. Auf dem ersteren Standpunkte steht vor allem Kassowitz. Er übertrumpft Pflüger und Verworn, gegen deren Ansichten er jedoch einen wichtigen, unten zu erwähnenden Einwand erhebt, indem er den vollständigen Abbruch der Biomoleküle bei der Dissoziation vertritt. So sollen nach ihm die Muskelfibrillen bei der Kontraktion völlig zerfallen und bei der Streckung neugebildet werden. Gegen diese ungeheuerliche Annahme bedarf es keine nähere Kritik;

aber kaum minder berechtigt ist der Gedanke einer partiellen Abspaltung von Atomgruppen. Wollte man annehmen, daß die Kontraktion durch Veränderung der Biomoleküle selbst zu stande käme, so blieben zwei Punkte vor allem unverständlich; erstens daß sich die Attraktion der Moleküle gegeneinander nicht ändert und zweitens daß sich die Anisotropie der mittleren Segmentregionen, trotz der sich tatsächlich abspielenden färberischen Veränderungen, erhält. Schon den ENGELMANNschen und BERNSTEINschen Kontraktionstheorien war der Vorwurf zu machen, daß sie chemische Veränderungen der wesentlichen Fibrillenteile fordern, wobei jedoch die Fibrillenkohäsion unverändert bleiben soll, was a priori nicht gerade wahrscheinlich ist, da experimentelle chemische Einwirkungen auf die Fibrillen so leicht den Zerfall herbeiführen. Auch zeigt das Nebeneinandervorkommen anisotroper und isotroper Fibrillenteile, daß es zweifellos nur geringer Abänderungen des Chemismus bedarf, um ein ganz verschiedenes optisches Verhalten zu bewirken. Wenn diese Einwände auch nicht direkt beweisend sind, so sprechen sie doch jedenfalls ziemlich deutlich gegen einen allmählichen Stoffaustauch, den auch VOIT verwirft. Von größtem Gewicht sind ferner die bereits im letzten Kapitel besprochenen Tatsachen des Eiweißstoffwechsels. Beim Hunger ist die Stickstoffausscheidung eine weit geringere als bei reicher Eiweißzufuhr (wenn auch immer noch eine ansehnliche). Daß aber bei Hunger gerade weniger lebende Substanz zerstört werden sollte, wenn die gewöhnlichen Arbeitsleistungen andauern, als bei normaler Ernährung, ist höchst unwahrscheinlich; umgekehrt müßte bei reicher Ernährung eine entsprechende Vermehrung der lebenden Substanz eintreten, was nicht der Fall ist, da die Stickstoffausscheidung steigt. Schon im letzten Kapitel wurde die PFLÜGER-VERWORNsche Annahme einer Eiweißsynthese in den Tieren als unhaltbar erkannt.

Wo sich Veränderungen an der lebenden Substanz abspielen, da sind sie auch direkt festzustellen und es ergibt sich vor allem, daß sie keine Zersetzung herbeiführen und nicht wieder rückläufig werden. Das erweisen die mannigfachen Reifungen, die bereits in den früheren Kapiteln erwähnt wurden und im nächsten Kapitel ihrem Wesen nach geprüft werden sollen. Es sei deshalb auf Kap. 9 verwiesen.

Zerfall und Regeneration der lebenden Substanz im Sinne PFLÜGERS und VERWORNS erscheinen aber auch aus rein chemischen Gründen unmöglich. Mit KASSOWITZ muß betont werden, daß es ganz unverständlich bleibt, warum der Sauerstoff bei seiner Aufnahme in das lebende Molekül sich zunächst an nur wenig anziehungskräftige Atome bindet, wodurch eben die Labilität der lebenden Substanz aufs

höchste gesteigert werden soll, und erst sekundär seine Gier nach Kohlenstoff und Wasserstoff befriedigt und derart den partiellen*) Zerfall des Biogens herbeiführt. Nach PFLÜGER bietet sich den Atomen des Cyans aus Ursache ihrer lebhaften intramolekularen Schwingungen Gelegenheit, mit dem ins Molekül aufgenommenen, locker gebundenen Sauerstoff in so nahe Berührung zu kommen, daß sich das Kohlenstoffatom des Cyans mit dem Sauerstoff zu Kohlensäure verbinden kann. Nach VERWORN gilt das gleiche für die Atome der Aldehydgruppe. Der Sauerstoff wird zunächst an den Stickstoff der, wie er sich ausdrückt, Rezeptor- und Translatorgruppe gebunden. Das so entstandene Stickstoffdioxyd gibt, „wenn seine Sauerstoffatome bei den intramolekularen Wärmebewegungen der Atome in die Nähe der Aldehydgruppe kommen, ein Sauerstoffatom an diese ab und liefert Kohlensäure, wobei durch weitergehenden Zerfall der Kohlenstoffkette gleichzeitig die Möglichkeit der Bildung von Wasser, Milchsäure oder anderen einfachen stickstofffreien Spaltungsprodukten gegeben ist". Wenn aber die Möglichkeit einer starken Annäherung zwischen dem Sauerstoff und dem Cyan oder dem Aldehyd überhaupt gegeben ist, so erscheint es ganz selbstverständlich, daß die Kohlensäurebildung bei der Sauerstoffaufnahme sofort erfolgt. Bei den Voraussetzungen PFLÜGERS und VERWORNS erscheint nicht die Zersetzlichkeit der lebenden Substanz bemerkenswert, sondern vielmehr die Möglichkeit einer durch einige Zeit andauernden Nichtzersetzung. Weit berechtigter ist da die KASSOWITZsche Hypothese, nach welcher die lebende Substanz auf einen Reiz hin von selbst zerfällt. Man sieht nicht ein, warum überhaupt die Einführung von Sauerstoff notwendig zum Zerfall sein soll, wenn durch Reize die Labilität des Moleküls oder von Teilen derselben erhöht werden kann; besonders in Hinsicht auf das Biogen, von dem VERWORN annimmt, daß es sich auch von selbst, ohne Einwirkung eines Reizes, zu zersetzen vermag. Wenn auch die KASSOWITZsche Hypothese abgelehnt werden muß, da sie mit den Befunden in striktem Widerspruch steht, so erscheint sie doch gedanklich besser fundiert als die Cyan- und Biogenhypothese.

---

*) Wenn man liest, wie PFLÜGER sich die Kohlensäurebildung vorstellt (Nachtrag zu seiner großen Arbeit p. 641 in Bd. 10), daß nämlich dabei bedeutende Wärmeentwicklung statthaben und der ganze Vorgang daher den Charakter einer Explosion aufweisen soll, so kann man sich über nichts anderes wundern, als daß dabei nicht allein die betreffenden Moleküle, sondern überhaupt der ganze Organismus nicht in Trümmer zerfällt, da ja die mächtige molekulare Bewegung sich auf die Nachbarmoleküle fortpflanzen muß.

Wie somit die Hypothese eines funktionellen Zerfalls der Biogenmoleküle als unhaltbar verworfen werden muß, so gilt das gleiche für die Annahme einer Molekülregeneration. Man kann sich wohl vorstellen, daß ein neues Biomolekül unter dem Einfluß bereits vorhandener entsteht und es wird darauf im nächsten Kapitel näher einzugehen sein; wie aber ein Molekülrest sich zu einem lebenden Molekül ergänzen soll, erscheint einfach unbegreiflich. Denn eine solche Regeneration bedeutet nichts weniger als eine Urzeugung der lebenden Substanz. Nach PFLÜGER haben die stickstoffhaltigen Zerfallsprodukte die Fähigkeit, sich immer wieder mit Hilfe der Fette und Kohlenhydrate der Nahrung zu lebendigen Eiweißmolekülen zu regenerieren. Aber selbst wenn diese Ansicht zu Recht bestünde, so müßte man sich doch die Molekülsynthese ganz anders vorstellen, nämlich als unter dem Einfluß intakter Biomoleküle sich abspielend; keineswegs erscheinen Molekültrümmer zu selbständiger Regeneration geeignet. Nimmt man auch nur einen beschränkten Zerfall der umfangreichen Biogenmoleküle an, so wird doch die Möglichkeit der Regeneration nur durch die weitere Annahme verständlich, daß die abgesprengten Atomgruppen nicht eigentlich zur lebenden Substanz gehörten, sondern nur unter deren Einfluß standen. Lebend wäre dann nur der intakt bleibende Molekülkern, dessen Zersprengung auch nach VERWORN den Untergang des Moleküls bedeutet.

Man sieht, die lebende Substanz verflüchtigt sich unter der Hand; bei DRIESCH hat sie sich, wie wir zum Schluß des Kapitels sehen werden, überhaupt in nichts aufgelöst. Wer da glaubt, die Stoffwechselvorgänge durch Annahme einer Zersetzung der lebenden Materie erklären zu können, der vergißt, daß er dann den wichtigsten Stoffwechselvorgang, die Entstehung neuer lebender Materie überhaupt gänzlich unerklärbar macht. Denn wollte man sagen: Biomoleküle entstehen unter dem Einfluß der Zelle, so zöge man ein neues x in Betracht, dem erst recht nicht beizukommen wäre. Omne vivum e vivo — dieser auch von PFLÜGER und VERWORN gewürdigte Ausspruch bricht in nichts zusammen, wenn das „Biogen“ nicht eigentlich im Biogen selbst, sondern in dessen stickstoffhaltigem Zersetzungsrest, sei der auch noch so kompliziert gebaut, gesucht werden soll. Wir hätten dann zwei Arten der Bildung lebender Substanz: die eine durch Wachstum und Teilung der ganzen Biomoleküle (siehe nächstes Kapitel), welche bei PFLÜGER und VERWORN sich als Polymerisation der Moleküle darstellt, und die andere durch Regeneration teilweise zerstörter Biomoleküle. Lebend wären erstens die Moleküle selbst, zweitens aber auch gewisse Bruchstücke derselben — gegen diese

Hypothese wird sich wohl jeder unbefangen denkende Forscher von vornherein ablehnend verhalten.

Man muß sich fragen, was wird denn überhaupt durch die Zersetzungstheorie gewonnen? In Hinsicht auf zwei Punkte könnte eine solche Theorie wertvoll erscheinen. Erstens wenn durch sie das geheimnisvolle Dunkel des Lebens und sei es auch nur andeutungsweise erhellt würde, d. h. wenn wir im stande wären, chemisch-physikalisch den Stoffwechselvorgängen in etwas näher zu rücken. Eine solche aufklärende Theorie wäre, gleich der Schaumtheorie Bütschlis, auch dann von Wert, wenn sie nur, wie die letztere, auf wenige spezielle Vorgänge angewendet werden könnte; denn sie würde wenigstens dazu führen, die Grenzen zwischen chemisch-physikalischen und vitalen Vorgängen in ein scharfes Licht zu setzen. Zweitens aber müßte man die Zersetzungstheorie freudig akzeptieren, wenn die morphologischen und physiologischen Untersuchungsbefunde auf sie hindrängten, wie etwa auf die Ehrlichsche Seitenkettentheorie. Denn dann würde sie sich auch trotz mannigfacher Fehler bei der Beurteilung der Befunde fruchtbar erweisen, wie sich z. B. auch die Weismannsche Determinantentheorie ungemein fruchtbar erwiesen hat, trotzdem sie als völlig irrige bezeichnet werden muß. Aber in beiderlei Hinsicht erscheint die Zersetzungstheorie bedeutungslos.

Sie hat zunächst irgend welche Bedeutung überhaupt nur in Hinsicht auf die Atmungsvorgänge, indem sie die Verbrennung von Kohlenstoff und Wasserstoff zu Kohlensäure und Wasser zu erklären versucht. Wie wir im Kap. 6 sahen, sind ja die Vorstellungen über die Sauerstoffatmung noch völlig unbefriedigende. In Hinsicht auf andere Stoffwechselvorgänge leistet die Zersetzungstheorie gar nichts. Daß die Fermente bei ihrer Funktion sich nicht zersetzen, zwang von vorn herein dazu, die ohne Mitwirkung des Sauerstoffs sich vollziehenden Spaltungen von der Betrachtung auszuschließen. Weil die Fermente sich nicht verändern und weil eine gewisse Analogie in ihrer Wirkung zu der der anorganischen Katalysatoren vorliegt — ebenso wie zwischen Schaumbewegung und Pseudopodienbildung — wurden sie zu toten Ausscheidungsprodukten degradiert. Eine Erklärung für die Bildung der Speicherstoffe hat die Zersetzungstheorie, mit Ausnahme der Kassowitzschen Modifikation, nicht zu geben versucht; desgleichen wurde die Assimilationsfrage nicht gestreift und von Pflüger für Beurteilung derselben ein ganz anderer Weg eingeschlagen. Eine Theorie des Lebens ist daher die Zersetzungstheorie nicht im ent-

ferntesten, erfreut sich vielmehr einer überaus engen Begrenzung. VERWORN versucht zwar, sie auch in Hinsicht auf die Reizung, Reizleitung und Kontraktion zu verwerten, doch streifen die von ihm gemachten Erklärungsanläufe den Kern der Fragen nur ganz obenhin und verweilen bei einigen Punkten, andere wichtige ganz außer acht lassend (siehe Kap. 3 und 10).

Aber auch zum Verständnis der Atmungsvorgänge leistet die Zersetzungstheorie nichts. Das geht aus VERWORNS eigenen Gedanken hervor. Denn er vergleicht die stickstoffhaltigen rezeptorischen Seitenketten seiner Biogene direkt funktionell mit einer Oxydase und leitet die letzteren von den Seitenketten ab. Man frägt sich da unwillkürlich, warum die Seitenketten den übrigen ungeheuren Teil des Biomolekül gewissermaßen als Ballast mit sich schleppen müssen, wenn sie für sich allein, wie es bei Oxydasen der Fall ist, zur Verbrennung von Nährstoffen genügen. Indem Atomgruppen der Biogeneinheiten mit Fermenten verglichen werden, erteilt VERWORN seiner Theorie geradezu den Todesstoß. Er möchte das EHRLICHsche Schema vom Bau der lebenden Substanz für seine Anschauungen verwerten, aber er gießt es in Formen um, in denen es seine Bedeutung verliert. Was wird durch die Annahme eines Benzolkerns im Biogen gewonnen? Nach EHRLICH ist der Leistungskern, wie schon aus der Bezeichnung hervorgeht, das wesentliche Element der von ihm angenommenen Plasmaeinheiten, die man nicht Moleküle nennen kann, weil die zur Abstoßung gelangenden Seitenketten selbst Biomoleküle repräsentieren (siehe Kap. 5). Die Seitenketten werden vom Leistungskern gebildet, an ihn ist das Wachstum des Plasmas geknüpft; er kann beliebig kompliziert gedacht werden. Stellt man sich aber den Leistungskern so vor, wie VERWORN es tut, so erscheint er als Bruchteil des Biomoleküls und seine Regeneration wird zur Urzeugung lebender Substanz. Mit diesem Regenerationsgedanken verschwindet die Zersetzungstheorie in dem geheimnisvollen Dunkel, das sie erklären will.

Es erscheint den meisten als ein Verzicht auf die Erklärung des Lebens, wenn man annimmt, wie es von VOIT und anderen, sowie in diesem Buche geschieht, daß die lebende Substanz bei ihrer Funktion unzersetzt bleibt. Denn die Fermentationen und Atmungen kann man sich zwar, wenn man will, durch Vergleich derselben mit der Kontaktwirkung der Metalle chemisch-physikalisch verständlich machen, nicht aber die Synthesen oder gar die Assimilation (gegen Loew*). Wenn

*) Platinmohr wirkt nur katalytisch, wenn der an seiner Oberfläche mechanisch gebundene, verdichtete Sauerstoff nicht entfernt wird; geschieht das, so unterbleiben nicht nur die oxydativen, sondern überhaupt alle von ihm ausgeübten Katalysen, woraus folgt, daß der Sauerstoff bei allen beteiligt sein dürfte.

man nun aber sieht, daß die Zersetzungstheorie, also ein chemischer Erklärungsversuch des Lebens, zu Annahmen führt, die als unchemische bezeichnet werden müssen; wenn man ferner einsieht, daß die Theorie eigentlich ganz überflüssig ist, da die Tatsachen durchaus nicht auf sie hindrängen, vielmehr gerade die Verbrennung der Nährstoffe katabolisch, durch Wirkung von Oxydasen, gut erklärbar ist; so wird man sich schließlich doch mit dem Gedanken befreunden müssen, *daß das Leben ein Prozeß besonderer Art ist, von dem der Stoffwechsel uns nur gewissermaßen die Außenseite zeigt, während das eigentliche Wesen ganz unbekannt bleibt.* Man glaube nur nicht, daß dem Forschungsdrang damit eine Schranke gesetzt werde. Es sollte im Gegenteil gerade anreizen, den rätselhaften vitalen Kern aus dem chemisch-physikalischen Gewande herauszuschälen und überhaupt an der Lösung einer so exzeptionellen Frage, als es die nach dem Wesen des Lebens ist, mitzuarbeiten. Mir erscheint die Sucht, alle Vorgänge der bekannten Schablone einzuordnen und über tiefer eindringende Versuche spöttisch abzuurteilen, weit gefährlicher für die Wissenschaft als diese Versuche, die man noch immer mit dem größten Wohlbehagen ad acta gelegt hat, wenn sie sich ungenügend erwiesen, während man sich z. B. nur blutenden Herzens und langsam schrittweise von der ganz unhaltbaren Darwinschen Selektionstheorie losreißt, vorher die Wissenschaft noch mit Hypothesen reichlich überschüttend, die die gänzliche Unfähigkeit philosophischen Denkens in zahlreichen Köpfen erweisen. Alle Versuche, die, auf zahlreiche Befunde gestützt, einem neuen Problem näher zu treten sich bemühen, sind in hohem Grade anregend. Die Gegner derselben übersehen einfach das Problem ganz und treten deshalb mit falscher Fragestellung an die Erforschung des Lebens heran. *Die Fragestellung soll nicht sein: wie sind die vitalen Vorgänge chemisch-physikalisch zu lösen? sondern: was lehrt uns die Untersuchung dieser Vorgänge überhaupt?* Soweit ich die vorliegenden Befunde, darunter auch meine eigenen morphologischen, beurteilen kann, scheint mir die Antwort zu sein: *Allen letzten Lebenseinheiten ist charakteristisch, daß sie auf ihre Umgebung einzuwirken vermögen, selbst aber normalerweise bei dieser Einwirkung sich unverändert erhalten. Der Stoffwechsel ist Wechsel in der Beschaffenheit der mit den Biomolekülen in direkte Berührung tretenden Stoffe, nicht aber der Moleküle selbst.*

Schon die Beobachtung kompliziert gebauter Organismen, z. B. von uns selbst, muß diese Antwort als die a priori einzig mögliche

erscheinen lassen. Wenigstens ein Moment wäre dieser Beobachtung ohne weiteres zu entnehmen. Organe, die sich abnützen, wie die menschliche Haut, regenerieren sich nicht aus den Endprodukten, welche bei den Veränderungsvorgängen entstehen, sondern aus unverändertem, ursprünglichem Material. Die Regeneration des Biogens aus Biogentrümmern wird eben durch keinerlei Analogie annehmbar gemacht. Daß ein Organismus immer gleich aussieht und diesen konstanten Zustand durch Verbrauch von Nährmaterialien erhält, diese Tatsache ist ohne weiteres als Analogie von großer Bedeutung für die Beurteilung der Biomoleküle. Ob Molekül, ob Mensch — beider Verhalten zur Außenwelt muß im Prinzip dasselbe sein, ebenso wie eine Gesteinsmasse nur das physikalische und chemische Verhalten zeigt, das aus der Konstitution der molekularen Teilchen sich ergibt. Das Verhalten der lebenden Materie ist, wo wir es auch betrachten, durch Zweckmäßigkeit charakterisiert. Betrachten wir dagegen die lebende Substanz mit den Augen der Zersetzungstheoretiker, so erscheint ihr Verhalten recht umständlich. Um etwas leisten zu können, muß sie sich selbst zerstören; bei KASSOWITZ ist diese Zerstörung sogar eine vollkommene und der ganze Gedankengang erscheint geradezu karikiert, wenn wir berücksichtigen, daß um aus Zucker Stärke zu machen, immer erst lebendige Substanz total vernichtet werden muß. Die teleologische Beurteilung der Stoffwechselvorgänge ist recht lehrreich und ebenso notwendig, wie die teleologische Beurteilung der Onto- und Phylogenese. Bis jetzt erfreut sich nur die Ontogenese einer solchen (DRIESCH) und auch hier ist sie erst im Entstehen begriffen.

Auch LOEW verwirft die Zersetzungstheorie, da, wie er mit Recht bemerkt, schon äußerst minimale Eingriffe den Tod des Plasmas bedingen, so daß man wohl daran zweifeln müsse, „ob eine mehr als in leisen Spuren fortschreitende Selbstzersetzung nicht rascher zum Tode führt, als eine Regeneration möglich ist". Wo sich eine Plasmazersetzung bemerkbar macht, da ist sie immer irreparabel und es bedarf, um sie auszugleichen, der Neubildung lebender Substanz von noch vorhandener, nicht angegriffener Substanz aus. Unter der „in leisen Spuren fortschreitenden Selbstzersetzung" versteht LOEW die innere durch labile Atome bedingte Molekularbewegung der Biomoleküle. Er sagt p. 168: „Man muß sich die Proteïne der lebenden Substanz als relativ feste Gerüste vorstellen, in welchen einzelne labile Atome bedeutende Pendelschwingungen ausführen." Dieser Bewegungszustand

setzt sich nach ihm in chemische Wirkung um, die nach außen wirkt und katalytisch Umsetzungen an den Substraten hervorruft. — Es genügt, auf Kapitel 5 hinzuweisen, um diesen Vergleich der Biomolekülfunktionen mit katalytischen Vorgängen zu entkräften. Nur ein Gegengrund sei hier erwähnt: die Spezifität der vitalen Vorgänge. Diese erklärt sich einzig und allein durch die Annahme bestimmter haptophorer Gruppen an den Molekülen. Wie es zur Entwicklung so zahlloser differenter Moleküle kommt, das wird im nächsten Kapitel zu erörtern sein.

In der Spezifität der vitalen Vorgänge erkennt auch DRIESCH ein besonderes charakteristisches Moment derselben, wenn er von der „Tatsache der chemischen Beschränkung des Lebensagens, jener sich auch in der Beschränkung der Regulationen äußernden Tatsache, daß der Organismus nicht immer aus jedem beliebigen Chemischen jedes beliebige Andere schaffen kann“, spricht. Was von ihm unter dem „Lebensagens“ verstanden wird, ist identisch mit dem Erregungszustand, den ich als den eigentlich wesentlichen Faktor in der Geschehenskette jedes einzelnen Stoffwechselvorganges bezeichnet habe. „Alles spezifische Lebensgeschehen besteht im Grund genommen in Schaffung spezifischer chemischer Qualitäten: eben diese chemischen Qualitäten sind es, in deren Schaffung sich uns jetzt die vitale, die nichtchemische Gesetzlichkeit offenbart.“ So weit — also gerade im wichtigsten Punkte — gehe ich mit DRIESCH zusammen, wenn ich mir auch alle Einzelheiten des vitalen Geschehens anders vorstelle als DRIESCH. Insofern dieser Autor aber die Existenz einer lebenden Substanz ganz bestreiten möchte und sagt: „Es gibt fundamentale Lebensgesetze, welchen die Synthesen und Spaltungen im Organismus gehorchen, aber es gibt keine „lebendige Substanz“ von der Formel $C_x H_y O_z$ . . . .“, insofern laufen unsere Ansichten diametral auseinander. Denn nicht allein, daß sich für mich, dem das Plasma keine Flüssigkeit ist, die lebende Substanz überall aufdrängt, ist es doch auch a priori ganz unmöglich, sich die Äußerungen eines Lebensagens, also einer Kraft, anders als an ein Substrat gebunden vorzustellen. Jede Kraftwirkung wird uns nur durch das Material, an dem sie sich abspielt, verständlich; waren es doch gerade die Äußerungen der strahlenden Energie, die zur Annahme eines besonderen stofflichen Mediums, des Äthers, führten. Wenn jemand behaupten wollte, dem chemischen Verhalten des Kalkes, des Zuckers, des Eiweißes liege kein besonderes Substrat zu Grunde, so würde man wohl über diese Behauptung die Achsel zucken. Aber das gleiche gilt auch für eine Muskelfibrille, wenn ich in dieser ein Lebensagens wirkend annehme; dann ist eben die Fibrille, wenigstens

ihren wesentlichen Bestandteilen nach, lebende Substanz und es kommt nur darauf an, die wesentlichen Bestandteile nach und nach genauer kennen zu lernen. Daß das langsam geht, kann nicht wundernehmen, da wir ja auch das tote Eiweiß noch nicht näher kennen.

Es ist kein Grund zur Verwunderung, daß in den Lehrbüchern meist nicht eingehender von der lebenden Substanz die Rede ist; da wir erstens nichts Genaues von ihr wissen und zweitens die meisten Forscher mit außerordentlicher Scheu einem so geheimnisvollen Wesen aus dem Wege gehen. Sie möchten es am liebsten ganz aus der Welt schaffen, wenn auch aus ganz anderen Gründen, als sie DRIESCH zur Abstreitung der lebenden Substanz bestimmen; das DRIESCHsche Lebensagens wird ihnen noch weit verhaßter sein als eine eigenartig veranlagte Materie, die man schließlich doch auf irgend eine Weise zum alltäglichsten, bekanntesten und leichtest verständlichen Gebilde, das es gibt, umformen kann. Übrigens sind doch eine ganze Anzahl Autoren zu nennen, die sich über die lebende Substanz aussprechen und deren Unterschiede zu den toten Eiweißkörpern diskutieren. Solche Diskussionen werden mit der Zeit alle anderen, die Organismen betreffenden Fragen überwuchern; daß sie aber, wie bei DRIESCH, noch ein zweitesmal zu einer Leugnung der lebenden Substanz überhaupt führen dürften, das möchte ich nicht für sonderlich wahrscheinlich halten.

Literatur.

1899. **Allen, F. J.**, What is life? in: Proc. Birmingham Nat. Hist. Phil. Soc. V. 11, Part 1.

1880. **Detmer, W.**, Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen. Jena.

1892. **Detmer, W.**, Der Eiweißzerfall in der Pflanze bei Abwesenheit des freien Sauerstoffs, in: Ber. D. bot. Ges. Bd. 10.

1901. **Driesch, H.**, Die organischen Regulationen. Leipzig.

1889. **Hering, E.**, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz, in: Lotos N. F. Bd. 9.

1898. **Kassowitz, M.**, Allgemeine Biologie. 1. Bd. Aufbau und Zerfall des Protoplasmas. Wien.

1867. **Kekulé, A.**, Organische Chemie. Bd. 1.

1899. **Loew, O.**, Die chemische Energie der lebenden Zellen. München.

1875. **Pflüger, E.**, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 10.

1901. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. Jena.

1903. **Verworn, M.**, Die Biogenhypothese. Jena.

1881. **Voit, —**, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung, in: **Hermanns** Handbuch d. Phys. Bd. 6.

---

9. Kapitel.

Assimilation und Reifung.

A. Assimilation.

An fast allen Plasmakörnern läßt sich, wenigstens während einer bestimmten Periode, das Vermögen feststellen, ihre Masse zu vergrößern, d. h. zu wachsen. Wir beobachten es z. B. an den pflanzlichen Farbkörnern, den Ferment- und Speicherkörnern; nicht sicher ist es dagegen bei den Faden-, Nukleïn- und Centralkörnern nachweisbar. Nur vom Wachstum der lebenden Substanz in den Körnern ist die Rede. Eine Volumzunahme durch Einfügung von Speicherstoffen muß zwar auch Wachstum genannt werden, kommt aber hier nicht in Betracht und soll als Speicherwachstum vom echten Wachstum unterschieden werden. Die Speicherkörner wachsen zweifellos in der Jugend bis zur völligen Ausreifung, ehe sie zu speichern beginnen; man kann in dieser Hinsicht vielleicht die Größenzunahme der Dotterkörner während des basophilen Verhaltens als echtes Wachstum, dagegen die Zunahme während des acidophilen Verhaltens als Speicherwachstum betrachten. Möglich auch, daß beide noch nebeneinander bestehen, wenigstens bis zu einem gewissen Zeitpunkt. Immer wird aber ein solcher Zeitpunkt kommen, der den Abschluß des echten Wachstums bezeichnet. Was bezeichnet er nun eigentlich? Er sagt aus, daß das Plasmakorn aus reifer, zu spezifischer Funktion befähigter Substanz besteht. Aber dieses Wachstum bis zur völligen Ausreifung kann nicht die einzige Art echten Wachstums repräsentieren.

Das ergibt sich ohne weiteres, wenn wir die Körner als Summen elementarer lebender Einheiten, der Biomoleküle, auffassen, zu welcher Deutung wir durch die mitgeteilten Befunde veranlaßt werden. Gemäß dieser Anschauung müssen notwendigerweise die Reifungserscheinungen der Körner auf Reifungserscheinungen der Moleküle beruhen. Einfache Vermehrung der Molekülzahl erklärt nicht die Veränderungen im physikalischen und chemischen Verhalten, wie sie z. B. an den Sekretkörnern und an den aus Fadenkörnern hervorgehenden Fibrillenkörnern hervortreten. Wollten wir z. B. annehmen, daß die anisotropen Körner der Muskelfibrillen nur mehr Moleküle bei gleicher

Querschnittsgröße besäßen als die Fadenkörner, daß also die Doppelbrechung allein Folge dichterer Anordnung der Moleküle quer zur Längsaxe der Fibrille wäre (v. EBNER), so hätten wir in den quergestreiften Fibrillen neben Längsreihen von Molekülen, die durch alle Regionen durchlaufen, auch solche, die allein auf die anisotropen Segmentregionen beschränkt wären; da wir aber für kontraktile Molekülreihen Kontinuität derselben durch die ganze Fibrille fordern müssen (v. EBNER), so ist die gemachte Annahme unhaltbar und es bleibt bloß die andere übrig, daß die Zahl der Moleküle auf dem Querschnitt der isotropen und anisotropen Regionen die gleiche ist, daß sich dafür aber die Moleküle strukturell unterscheiden. Unbedingt erscheinen dann die anisotropen Moleküle gegenüber den isotropen als reifere, da sie aus ihnen hervorgehen. Sehen wir nun von der kontraktilen Substanz ab, so kann die Reifung der Moleküle mit Volumenzunahme verbunden sein. Sie braucht es nicht, ist es aber tatsächlich in gewissen Fermentkörnern, wie z. B. in den Nesselkörnern, deren Reifungsabschluß sich durch Verflüssigung unter enormer Volumzunahme charakterisiert. Das Quellwasser des Nesselsekrets bindet sich ohne Zweifel an die Moleküle selbst und trägt zu deren Volumzunahme zu; in anderer minder auffälliger Weise mögen aber auch andere reifende Moleküle wachsen, was sich, wie bemerkt, auch an den Körnern bemerkbar machen muß, und es wäre daher beim echten Wachstum zu unterscheiden zwischen einem Reifungswachstum, welches einer Volumzunahme der Moleküle entspricht, und noch einem zweiten Wachstum, das auf Vermehrung der Molekülzahl beruht. Erst dieses erscheint als das eigentlich wesentliche, da durch es nicht nur die Vergrößerung der Körner in der Hauptsache bedingt, sondern auch die Vermehrung der Körner selbst ermöglicht wird. Es sei hier seiner großen Bedeutung wegen als elementares Wachstum bezeichnet.

Ein elementares Wachstum kommt allen jugendlichen, nichtreifen Körnern zu, auch wenn sich auffällige Größendifferenzen an ihnen nicht wahrnehmen lassen. So vergrößern sich z. B. die Centralkörner in den nachweisbaren Wachstumsperioden nur ganz unbedeutend und von den Nukleïnkörnern ist ein Wachstum überhaupt nicht bekannt. Daß sie trotzdem wachsen, müssen wir deshalb annehmen, weil nicht bezweifelt werden kann, daß sie sich durch Teilung vermehren. Es wird sicher bei ihnen, wie bei den Centralkörnern, auf eine Periode kaum merkbaren Wachstums die Teilung folgen. Von Wichtigkeit ist nun die Tatsache, daß größere Körner, wie z. B. die meisten Sekret- und viele Speicherkörner, sich sicher nicht teilen. Da aber auch für sie eine Vermehrung aus-

schließlich durch Teilung anzunehmen ist, so kommen wir zu dem Resultate, daß das zur Vermehrung führende elementare Wachstum nicht identisch ist mit dem bei so vielen Körnern ausschließlich zur Vergrößerung führenden elementaren Wachstum. Dieses letztere ist Vorläufer der Reifung und kommt, wie es scheint, bei weitem nicht allen Körnern zu. Man kann es als Vorreife- oder Jugendwachstum bezeichnen und derart scharf begrifflich sondern von dem die Teilung vorbereitenden Wachstum. Dieses letztere steht in prinzipiellem Gegensatz zu allen drei bis jetzt erwähnten Wachstumsarten, wenn man es teleologisch beurteilt, d. h. nur seinen Zweck im Auge hat. Es dient der Vermehrung der Körner, die anderen Arten aber stehen in Beziehung zur Funktion. Daher empfiehlt es sich, es als afunktionelles Wachstum zu sondern vom Jugend-, Reifungs- und Speicherwachstum, die insgesamt das funktionelle Wachstum repräsentieren. Immerhin muß berücksichtigt werden, daß gelegentlich nicht zwischen afunktionellem und funktionellem Wachstum unterschieden werden kann, da z. B. bei den Centralkörnern die Vermehrung unmittelbar einer Funktionsperiode folgt oder sie begleitet. Im allgemeinen aber wird die Sonderung zu Recht bestehen und es fällt dann das afunktionelle Wachstum in eine Lebensphase der Körner, in der sie keine spezifische Funktion verrichten.

Was für die Körner gilt, gilt nicht für die Biomoleküle. Wenn diese sich vermehren, müssen sie zweifellos auch funktionieren, denn eben die Vermehrung ist dann ihre Funktion. Diese Annahme läßt sich nicht umgehen, falls nicht Urzeugung angenommen werden soll. In neuerer Zeit erfreut sich ein Gedanke ziemlicher Beliebtheit, der bereits 1875 von Pflüger ausgesprochen wurde und das Wachstum der lebenden Substanz auf Polymerisation der Biomoleküle zurückführt. Unter Polymerisation versteht man das vorwiegend den Kohlenstoffverbindungen zukommende Vermögen der Verkettung zweier oder mehrerer gleichartiger Moleküle zu einfachen Molekülen komplizierterer isomerer Verbindungen. Drei Moleküle Azetylen (C_2H_2) polymerisieren sich zu einem Molekül Benzol (C_6H_6), wenn man sie der Rotglut aussetzt; durch Einwirkung von etwas verdünnter Schwefelsäure, von Chlorzink, Fluorbor u. a. erleiden viele Olefine schon bei mittlerer Temperatur eine Polymerisierung, z. B. Isobutylen (C_4H_8) zu Diisobutylen (C_8H_{16}), Isoamylen (C_5H_{10}) zu Diisoamylen ($C_{10}H_{20}$) und zu Triisoamylen ($C_{15}H_{30}$). Gleiches gilt von vielen anderen Kohlenstoffverbindungen, vor allem

zeigen die Cyansäure und das Cyanamid Neigung zu kettenartiger Aneinanderfügung gleichartiger Moleküle. Man führt diese Neigung auf asymmetrische Konstitution der Moleküle zurück, wodurch das Bestreben nach Bildung symmetrischer, meist ringförmiger Atomgruppen bedingt sein soll. Die polymeren Verbindungen können unter geeigneten Bedingungen wieder in die einfachen Moleküle zerfallen. Wir sehen also in der Polymerisation die Fähigkeit zur innigen Vereinigung gleichartiger Stoffe.

Nach PFLÜGER ist nun das lebende Eiweiß „begabt mit der Eigenschaft, in allen seinen Radikalen mit großer Kraft und Vorliebe besonders gleichartige Bestandteile anzuziehen, um sie dem Molekül chemisch einzufügen und so in infinitum zu wachsen". Letzterer Gedanke eines unendlichen Wachstums ist von PFLÜGER mit besonderer Vorliebe behandelt worden. Er sagt weiter: „Nach dieser Vorstellung braucht also das lebendige Eiweiß gar kein konstantes Molekulargewicht zu haben, weil es eben ein in fortwährender, nie endender Bildung begriffenes und sich wieder zersetzendes Molekül ist." Diese Vorstellung ist indessen schon aus dem einfachen Grunde unhaltbar, weil wir an den Plasmakörnern das Vermögen der Fortpflanzung durch Teilung zum Teil direkt beobachten, zum Teil berechtigterweise voraussetzen können. Für die PFLÜGERsche Hypothese sprechen scheinbar die Plasmafäden und Fibrillen und er hat auch auf Grund der fibrillären Struktur das gesamte Nervensystem eines Tieres einem einzigen Riesenmolekül verglichen. Jedoch ist gerade hinsichtlich der Fäden die Annahme einer Zusammensetzung aus zahllosen selbständigen elementaren Einheiten, die nur als Biomoleküle gedeutet werden können, nicht zu umgehen und auch von ENGELMANN, BERNSTEIN und anderen vertreten worden (siehe Kap. 3). Aber selbst die Zurückführung des Wachstums der Biomoleküle auf Polymerisation der darin enthaltenen Bestandteile ist auch vom PFLÜGERschen Standpunkte aus unhaltbar. Denn PFLÜGER unterscheidet sehr scharf zwischen totem und lebendem Eiweiß, indem er chemische Differenzen derselben, vor allem den Mangel der Cyanradikale im ersteren, annimmt. Nach ihm geht der Stickstoff, bei Umbildung der toten in die lebende Substanz, andere Beziehungen zum Kohlenstoff ein; daraus folgt aber, daß mit der Angliederung chemischer Stoffe an die lebende Substanz besondere Beinflussungen verbunden sind, die eben aus totem Stoff Lebendiges machen. Von einfacher Polymerisation kann da keine Rede sein.

Wenn die Biomoleküle durch Polymerisation ihrer Bestandteile, also durch Vermehrung der letzteren vermittelst Entnahme gleicher Stoffe aus den Nährlösungen, wachsen könnten und dann durch Zer-

fall der vergrößerten Moleküle neue Biomoleküle entstünden, so wäre es erstens überhaupt unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen toter und lebender Substanz zu ziehen, und zweitens müßte Urzeugung in jeder Zelle möglich sein. Man übersieht bei der Polymerisationshypothese, der auch VERWORN huldigt, daß sie ganz und gar nicht erklärt, wie die Nährstoffe sich zum Verband des Biomoleküls zusammenfügen. VERWORN sagt, die chemischen Affinitäten des Biogenmoleküls entnehmen dem Rohmaterial, das sich auf dem großen Bauplatz, d. h. in der lebendigen Zelle, anhäuft, das für die betreffende Stelle (des Biomoleküls) passende Material, um es in bestimmter Lage, und eventuell auch noch ein wenig zurechtgeschlagen, dem Bau des großen Moleküls einzufügen. Er erkennt mit diesen Worten das wesentliche Moment der Biomolekülvermehrung an, aber er sieht nicht ein, daß bei Anerkennung desselben die Polymerisationshypothese ganz überflüssig ist. Diese geht aus von den Eigenfähigkeiten der Molekülbestandteile, die sich gleich toten Stoffen polymerisieren; wie auf solche Weise neue lebende Substanz entstehen soll, bleibt ganz rätselhaft. Wenn die einzelnen Molekülkerne selbständig Affinitäten entwickeln, wo steckt dann eigentlich das wirksame Element des Moleküls, welches die charakteristische Gruppierung der Kerne bedingt? Ein Vergleich des Wachstums mit der Polymerisation hätte nur dann einen Sinn, wenn wir annehmen dürften, daß die Moleküle nur aus einer einzigen polymerisierbaren Substanz bestünden. Besteht aber ein Molekül aus gleichartigen polymerisierten Einheiten, so muß man notwendigerweise weiter annehmen, daß das Leben gerade an eine bestimmte Zahl solcher zu einem Molekül verketteten Einheiten gebunden ist. Eine Einheit selbst lebt nicht, dagegen leben vielleicht deren fünf, denn jede Polymerisationsstufe ist ja von den übrigen verschieden. Fügt sich nun eine sechste Einheit an, so liegt ein neues Molekül vor, das entweder wieder nicht oder anders, vielleicht intensiver lebt. Wir sehen aber z. B. an den dauernd wachsenden Pflanzen, daß sie ihr Wesen nicht ändern; ihr Wachstum ist immer nur Zufügung gleichartiger lebender Substanz zur bereits vorhandenen. Warum sollte es bei den Biomolekülen anders sein? Von welchem Gesichtspunkt aus wir auch die Polymerisationshypothese betrachten, sie erscheint auf keinen Fall haltbar und es ist deshalb ganz von ihr abzusehen.

Eine andere viel berechtigtere Anschauung vom Wachstum der lebenden Substanz ist von HATSCHEK ausgesprochen worden. HATSCHEK nimmt an, daß das Biomolekül (bei ihm Eiweißmolekül genannt) durch

Einfügung neuer Kohlenstoff-, Stickstoff- u. a. Atome, d. h. durch Verwertung der Nahrungsstoffe, seine Konstitution zu verändern vermag. Die Zunahme der Atomzahl dauert an bis zu einer bestimmten Grenze; dann tritt auf äußeren Anstoß (Reiz) hin Spaltung des wesentlich vergrößerten Moleküls ein und es resultieren zwei Ausgangsmoleküle, eventuell außerdem noch Nebenprodukte, die als Dissimilationsprodukte zu bezeichnen wären. Die Einfügung der Nährstoffe kennzeichnet das Vermögen der Assimilation; es wird fremde, tote Substanz in die eigene lebendige des Biomoleküls umgewandelt. — Diese Hypothese sieht von einem Vergleich der lebenden Substanz mit toten Stoffen ab und statuiert ein der ersteren eigentümliches Geschehen, das zu Wachstum und Teilung führt. Auch in anderer Hinsicht erscheint sie berechtigt, da sie die Bildung von Dissimilationsprodukten nicht auf einen Zerfall der Ausgangsmoleküle, sondern auf Abspaltung von sekundär angegliederten und beeinflußten Substanzen zurückführt. Indessen erscheint die Annahme einer Konstitutionsänderung nicht wohl mit der Vitalität der Biomoleküle vereinbar. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Moleküle ihre Beschaffenheit verändern und auch an Volumen zunehmen können (siehe das einleitend im Kapitel Gesagte). Wo aber solche Veränderungen nachweisbar sind, handelt es sich um Reifung der Moleküle, die sie zur Assimilation (Substanzangleichung) unfähig macht. Denn reifende Sekret- und Speicherkörner teilen sich nicht mehr und die Körner, die sich teilen, zeigen der Teilung keine Reifung vorausgehend.

Scheinbar widersprechen dieser Angabe die Chlorophyllkörner, die sich auch teilen können, wenn ihre reduzierenden und synthetischen Ergatiden ausgereift sind. Aber die Chlorophyllkörner verfügen auch in diesem Zustand scheinbarer Reife über jugendliche, nicht ausgereifte Teilchen, da sie dauernd zu wachsen vermögen; sie sind überhaupt äußerst reich veranlagte Körner, die man auch als Organoide der Zelle bezeichnen kann. Dagegen sehen wir die Centralkörner ihre Beschaffenheit nicht verändern, zugleich aber auch dauernd teilungsfähig bleiben. Die Vermehrung der Nukleïn-, Sekret- und Speicherkörner erfolgt nur im afunktionellen Zustand. Nun brauchte sich zwar vielleicht eine nicht zur Reifung, sondern zur Teilung führende Konstitutionsänderung der Biomoleküle nicht unbedingt durch verändertes chemisches Verhalten der Plasmakörner bemerkbar zu machen; aber jedenfalls wird diese Annahme nicht durch die angegebenen Befunde gestützt und da wir ferner sehen, daß die reifen Biomoleküle bei ihrer Funktion, die doch ihre Vitalität kundgibt, sich nicht verändern, so darf man wohl mit großer Berechtigung folgern, daß auch die

vermehrungsfähigen, dem afunktionellen Zustand der Plasmakörner eigentümlichen, jugendlichen Biomoleküle sich bei der Vermehrung, die als ihre Funktion aufgefaßt werden kann, nicht verändern. Die Vermehrung der lebenden Substanz als eine Funktion ihrer letzten Teilchen aufzufassen, hat den großen Vorzug, daß dadurch ein Gesamtbild der Stoffwechselvorgänge, zu denen ja auch die Assimilation gehört, sich ergibt, wie es durch keine andere Deutung gewonnen werden kann. Dem afunktionellen Zustand der Plasmakörner und ganzen Zellen, der für gewöhnlich ihre Vermehrungsperiode charakterisiert, entspricht ein besonderer Funktionszustand der Biomoleküle. Funktionslos sind diese nur, wenn sie ruhen.

Bevor die assimilatorische Funktion mit den übrigen, in den früheren Kapiteln besprochenen Funktionen verglichen werden kann, muß erst der Begriff Assimilation scharf umgrenzt werden. Nach landläufiger Anschauung, die in allen Lehrbüchern Ausdruck findet, ist auch die Stärkesynthese eine Assimilation. Diese Anschauung ist unbedingt zu verwerfen und ich schließe mich völlig den Ausführungen Driesch' an, der betont, daß „assimilieren“ nichts anderes als „sich selbst gleichmachen“ heißen kann. Assimilation ist Neubildung lebender Substanz durch bereits vorhandene, nichts anderes. Daß ich dabei den Drieschschen Standpunkt, nach dem es überhaupt keine lebende Substanz gibt, nicht teile, habe ich bereits im Kap. 8 auseinandergesetzt. Wie vollzieht sich nun die Angleichung toter Substanz an die lebende? Ich kann in der Bildung lebender Substanz nur eine Synthese besonderer Art sehen und nehme deshalb an, daß die zur Assimilation befähigten Biomoleküle, welche im Kap. 5 als Assimilatoren bezeichnet wurden und nichts anderes als jugendliche, unreife Ergatiden vorstellen, gleich den synthetischen Ergatiden eine haptophore Gruppe, welche die zur Neubildung lebender Substanz nötigen Stoffe an sich bindet, eine desophore Gruppe, welche die gebundenen Stoffe in geeigneter Weise zusammenfügt, und eine auxophore Gruppe, welche die zum endothermalen Prozeß nötige Energie zuführt, besitzen.

Der Vergleich der Assimilation mit den Synthesen gestattet auch einen ungezwungenen Vergleich der jetzigen Bildungsart lebender Substanz mit der Urzeugung, worauf später einzugehen ist. Zunächst haben uns andere Fragen zu beschäftigen. Wenn die Bildung der

Biomoleküle nichts anderes als eine Synthese, vergleichbar z. B. der Stärke- und Fettsynthese repräsentiert, wie kommt es dann, daß das Synthesenprodukt in diesem einen Falle ein so reich veranlagtes ist, während alle anderen Produkte simple tote Stoffe darstellen? Man sollte doch meinen, daß die Einhauchung des Lebensodems, die Ermöglichung der Erregungszustände, welche ja Kraftäußerungen besonderer Art entsprechen sollen (siehe Kap. 5 zum Schluß und Kap. 11), auf eine ganz besondere geheimnisvolle Weise sich vollziehen müßte. Diese Art die Dinge zu betrachten, braucht, wie mir scheint, nicht notwendigerweise mit der hier vertretenen Beurteilung des Lebens verknüpft zu werden. Ich bin der letzte, der das Lebensrätsel leicht lösbar glaubt; aber bei aller Berücksichtigung der Eigenart lebender Substanz erscheint mir doch die Bildung toter Substanz nicht minder rätselhaft. Die Entstehung eines chemischen Stoffes durch Zusammentritt von einfacher organisierten Molekülen ist ein genau so unerklärbarer Vorgang als die Bildung eines Biomoleküls aus Zucker und Stickstoffverbindungen. Ein Zuckermolekül hat Eigenschaften, die sich aus seinen Bausteinen nicht ableiten lassen; bei seiner Synthese entsteht ein ganz neues (siehe Kap. 1), eigenartiges, nur minder kompliziert gebautes und anders funktionierendes Gebilde, als es bei der Synthese der Biomoleküle, sei diese nun Assimilation oder Urzeugung, der Fall ist. Die Vitalität der Biomoleküle erklärt sich weder aus der Beschaffenheit der Bausteine noch aus der Art der Zusammenfügung derselben; bei der Zusammenfügung kann nicht sozusagen ein Quantum Lebenskraft in das Biomolekül hineingegossen werden, was manchem angesichts der Tatsache, daß es heutzutage keine Urzeugung mehr gibt, sondern alle Biomoleküle Absenker bereits vorhandener sind, nicht unwahrscheinlich scheinen dürfte, wenn er es auch nicht worthaben möchte. Vielmehr ist die Vitalität eine Eigenschaft der lebenden Substanz, die, ganz unabhängig von der Entstehung, der neugebildeten Stoffkonfiguration anhaftet und sie charakterisiert, wie die Süßigkeit den Zucker. Daß das Biomolekül so unendlich viel reicher veranlagt ist als ein Eiweißmolekül, dem es chemisch am nächsten steht, muß als einfache Erfahrungstatsache hingenommen werden; zu erklären ist es nicht.

Wie schon erwähnt, ist es nötig anzunehmen, daß die Assimilatoren außer der hapto- und desophoren Gruppe auch eine auxophore Gruppe besitzen. Sie gleichen in dieser Hinsicht den reduzierenden und synthetischen Ergatiden, die sich ja aus ihnen entwickeln; gegenüber den eigentlichen fermentativen und den enzymatischen Ergatiden

sind sie aber reicher veranlagt. Der Gedanke einer reicheren Veranlagung der Assimilatoren gegenüber den Ergatiden erscheint auf den ersten Blick befremdlich, da man doch dem reifen Biomolekül, in Analogie zum Unterschied zwischen differenzierten und embryonalen Zellen, die stärkere Funktionsbefähigung zuschreiben möchte. Eine Muskelzelle vermag bedeutende Arbeit zu leisten, zu der der Myoblast nicht entfernt befähigt ist. Indessen bei näherem Nachdenken wird man doch sagen müssen, daß die größte Arbeit eines Organismus seine Entwicklung ist. Die Bildung der Muskelsubstanz durch Vermehrung und Reifung aus undifferenziertem Plasma ist ein Prozeß, den man dem Baue einer Maschine aus den Rohteilen vergleichen kann. Welch ungemeine Arbeit darin steckt, ergibt sich schon daraus, daß der ausgebildete Organismus an seinen Charakteren zäh festhält, daher konstant erscheint und nicht fortwährend proteusartig sich umbildet. Er hat sein Bildungsvermögen in der Hauptsache erschöpft und ist nun fast so starr und einseitig geworden wie ein Anorganismus.

Wären die Ergatiden reicher veranlagt als die Assimilatoren, so müßte die Anpassungsfähigkeit jedes einzelnen Organismus unerschöpflich erscheinen. Das gerade Gegenteil ist aber der Fall. Der Organismus ist nur insoweit anpassungsfähig, als er Assimilatoren besitzt. In den Ergatiden ist die Entwicklung abgeschlossen, gewissermaßen in eine Sackgasse gelenkt. Das bedeutet eine Funktionsbeschränkung, die jedoch notwendig für die Erzielung größerer Gesamteffekte an Summen von Biomolekülen ist. Man beurteilt leicht die Funktionsveranlagung der Teilchen nach der des Organs, das sich aus ihnen aufbaut, und glaubt, daß die Muskelteilchen Bedeutendes leisten, weil der ganze Muskel große Effekte erzielt. In Wirklichkeit stellen sie nur Glieder einer Maschine dar, während die Assimilatoren die Baumeister dieser Glieder sind und sich zuletzt selbst in sie umwandeln. Somit muß die Arbeitsleistung der Assimilatoren eine größere als die der Ergatiden sein und sie erfährt bei der Reifung der ersteren zu den letzteren wesentliche Einschränkung.

B. Reifung.

Die Reifung ist ein Prozeß von allergrößter Wichtigkeit, der eine besondere Arbeitsleistung der lebenden Substanz vorstellt. Nirgends sehen wir einen ausgereiften Organismus sich in einen jugendlichen zurückverwandeln. Das gilt auch für die Körperzellen, die Plasmakörner und zweifellos auch für die Biomoleküle; es ist eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Materie,

deren Bedeutung gar nicht hoch genug eingeschätzt werden kann. Dagegen läßt sich auch nicht die bereits im Kap. 4 mitgeteilte Beobachtung, daß Chlorophyllkörner bei Abschluß der Belichtung wieder farblos werden, geltend machen. Hier wäre eher an Degeneration der nutzlos gewordenen, überhaupt leicht zersetzbaren Ergatiden zu denken, wie wir ja auch bei anderen Ergatiden, die für den Organismus keine Bedeutung mehr haben (z. B. in den verhornenden Hautzellen), Degenerationen beobachten. Es kann deshalb als erwiesen gelten, daß gereifte lebende Substanz sich nicht in unreife zurückdifferenziert; nur eine, allerdings auch nur scheinbare Ausnahme gibt es, die im nächsten Kapitel (*D*) zur Sprache kommt.

Die konstitutionelle Veränderung der Moleküle bei der Reifung ist zweifellos meist eine bedeutende. Vor allem die haptophoren Gruppen werden sich neuen Bedingungen anpassen müssen, indem ihr Bindungsvermögen minder umfangreich, d. h. nur zur Anziehung eines einzigen oder doch von weniger Stoffen zureichend, wird. Dieser Einschränkung steht vielleicht die Entwicklung mehrerer haptophoren Gruppen ausgleichend gegenüber. Es wurde ja bei Besprechung der roten Blutzellen darauf hingewiesen, daß die Unterdrückung der überflüssigen Arbeitsgruppe durch Vermehrung der haptophoren Gruppen wettgemacht sein dürfte. Den Muskelergatiden sind je zwei opponiert gelegene haptophore Gruppen zuzuschreiben. Veränderungen der Arbeitsgruppen sowie der Hilfsgruppen sind selbstverständlich auch anzunehmen. Vielleicht wird der Gedanke, daß sich die desophore Gruppe der Assimilatoren in eine fermentative umwandeln soll, befremden. Doch sind vielleicht gerade die Differenzen der verschiedenen Arbeitsgruppen nur geringfügige, da die Arbeitsleistung der Ergatiden vor allem durch die haptophoren Gruppen bestimmt werden dürfte. Außerdem sehen wir ja in den oxydativen Spaltungen Mittelglieder zwischen Synthesen und Fermentationen. Daß die Arbeitsgruppe ganz schwinden kann, wurde schon erwähnt. Das gleiche gilt, und zwar wohl viel häufiger, für die Hilfsgruppen, die den Ergatiden mit fermentativer Gruppe vorwiegend fehlen dürften oder für diese doch nur einen Ballast bilden. Bei den pflanzlichen Farbkörnern kommt es dagegen zu besonders charakteristischer Ausbildung der Hilfsgruppe, die zur Verwertung der Lichtenergie geeignet wird. Im allgemeinen handelt es sich bei den Hilfsgruppen wohl um Umwandlung thermischer Energie in chemische; doch kann nicht bestritten werden, daß auch andere noch unbekannte Umwandlungen möglich sind.

Die Reifung besteht in Veränderung des Chemismus. Was bedingt sie und wie kommt sie zu stande? Beide Fragen gehören mit zu den am schwierigsten zu beantwortenden im Bereich der Stoff-

wechselvorgänge. Man wird im allgemeinen sagen können, daß ein Reiz die Reifung auslöst; sahen wir ja doch im Kap. 5 die völlige Reifung gewisser Fermentkörner von Nervenreizen abhängig. Was aber bestimmt die Richtung, in der sich die Reifung vollzieht? Das ist eins der größten Rätsel in der Organismenwelt, denn darauf beruht die Anpassungsfähigkeit der Organismen ganz im allgemeinen. Zunächst ist hervorzuheben, daß die jungen Biomoleküle sich nicht nach allen möglichen Richtungen hin verändern können, da sie bereits durch einen bestimmten Chemismus charakterisiert sind. In jeder jugendlichen Zelle finden sich mehrere scharf gesonderte Arten von Plasmakörnern, wie am deutlichsten aus den Teilungsbefunden hervorgeht. Bei den Teilungen der Genitalzellen erfahren mindestens dreierlei Arten von Zellbestandteilen eine Gleichteilung: die Centralkörner, die Nukleïnkörner und das Gerüst (des Kerns). In gewissen Fällen (Spermocyten von *Paludina*, MEVES) wird auch die Gleichteilung einer vierten, vermutlich trophischen Körnerart beobachtet, woraus sich schließen läßt, daß die gemeinsame funktionelle Veranlagung aller Zellen durch die Anwesenheit einer Anzahl von Körnerarten gekennzeichnet ist.

Bei der Entwicklung der Metazoen aus den Geschlechtszellen sehen wir nun diese wenigen Körnerarten als Ausgangspunkte zahlreicher anderer. Am mindesten tritt das beim Nukleom hervor, das in allen Kernen eines Tieres sich wesentlich gleichartig zu verhalten scheint. Nehmen wir aber an, daß alle Oxydasen des Sarks vom Nukleom stammen (Kap. 6), so ist in Hinsicht auf die chemischen Differenzen der Atmungssubstrate auch differente Reifung der oxydativen Ergatiden anzunehmen. — Auch bei den Centralkörnern ist die Differenzierungsmöglichkeit, wie es scheint, nur eine beschränkte; wir können annehmen, daß die Basalkörper der Wimpern einer Modifikation der ursprünglich in der Einzahl vorhandenen Körner (oder Doppelkörner) entsprechen, da Flimmerzellen sich nicht mehr teilen (außer Centralwimperzellen). — Das Linom differenziert sich zu Stütz-, Muskel- und Nervenfibrillen; hier macht sich die Reifung der Biomoleküle deutlich bemerkbar. — Die ganze Schar der übrigen Plasmakörner (Sekret-, Nähr- und Speicherkörner), deren mannigfaltige Differenzierung zur Unterscheidung einer Fülle von Zellarten Anlaß gibt, dürfte vielleicht nur auf wenige Ausgangsformen zurückweisen, deren Gleichteilung bei den Zellteilungen in weitaus den meisten Fällen noch nachzuweisen wäre. Es ist möglich, daß die Bildung der Centrosphären, Idiozome und sogenannten Chondromiten (BENDA), welch letztere Bänder trophischer Körner vorstellen, zur Gleichteilung bestimmter Kornarten dient. Durch BOUIN und MOTTIER,

Fischel, Jennings u. a. wurden Wanderungen und regelmäßige Lagerungen von Körnern unbekannter Bedeutung bei der Zellteilung nachgewiesen, die vielleicht im gleichen Sinne zu beurteilen sind. Da sich die Chlorophyllkörner bei Teilungen der Gewebszellen halbieren und jede Hälfte einer Tochterzelle zukommt, wird man annehmen dürfen, daß die entsprechenden Plastiden auch in den Geschlechtszellen bei deren Teilungen in gleichen Mengen auf die Tochterzellen verteilt werden. Man darf erwarten, daß wenigstens für die Ferment- und Nähr-(plus Speicher-)körner in den Geschlechtszellen Plastiden vorhanden sind, die sich gleichmäßig bei der Mitose verteilen. Aus den Plastiden der Fermentkörner wie aus denen der Nähr-(Speicher-)körner würde eine Fülle von verschiedenartig funktionierenden Körnern durch Reifung der Assimilatoren hervorgehen. Was bedingt nun deren verschiedenartige Reifung?

Hier können nur verschiedenartige Reize zur Erklärung in Betracht kommen. Der Assimilator besitzt die Fähigkeit, sich nach wenigen oder vielen Richtungen hin zu differenzieren; dies Vermögen ist die Voraussetzung der Reifung, ein bestimmter Reiz dagegen die eigentliche Ursache für den Reifungsvorgang. Man kann sagen, das Erfordernis schafft sich seine Befriedigung. Es liegt ein bestimmtes Bedürfnis vor und diesem Bedürfnis trägt das Biomolekül Rechnung, indem es sich zur Befriedigung geeignet macht (siehe Kap. 1 zum Schluß). Dieser Anpassungsvorgang stimmt seinem Wesen nach mit allen anderen Anpassungen der Organismen überein. Besonders lehrreich ist die Bildung von Antitoxinen bei Toxinvergiftung (Kap. 5). Hier passen sich die Assimilatoren bestimmter Plasmakörner bestimmter Zellen (Leukocyten?) durch Ausreifung zu den antitoxischen Ergatiden einem eigenartigen Reiz an, der noch niemals im betreffenden Organismus zur Äußerung kam. Dieser Vorgang erscheint erstaunlicher als die differenzierende Reifung der Assimilatoren bei der Ontogenese; aber im Grunde genommen liegt gar kein wesentlicher Unterschied zum letzteren Vorgang vor. Denn daß die Ausbildung der für eine Tierart charakteristischen Ergatiden bei jeder Ontogenese eintritt, beweist vor allem den regelmäßigen Eintritt eines gewissen Reizes zu einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung, nicht aber das Unvermögen der betreffenden Assimilatoren, auf einen anderen Reiz hin abweichend reagieren zu können. Die Möglichkeit der Antitoxinbildung zeigt das aufs schlagendste; auch möchte ich ganz besonders auf das folgende Kapitel hindeuten, wo die Speicherung der Empfindungen durch Anpassung gewisser Assimilatoren an bestimmte Reize erklärt wird. Als Unterschied der normalen Reifungen zu den anormalen, nur durch außergewöhnliche

Reize hervorgerufenen, läßt sich nur angeben, daß die ersteren rascher und allgemeiner eintreten, weil die Bedingungen günstiger für sie liegen, der Chemismus gewissermaßen auf sie vorbereitet, vorgestimmt ist. Gänzlich unvorbereitet ist er aber auch nicht für außergewöhnliche Reize, denn wäre er vollständig unvorbereitet, so könnte er nicht zweckentsprechend reagieren.

Die Reifung jedes Assimilators zum Ergatiden auf einen bestimmten Reiz hin ist ebenso zweckmäßig, wie z. B. die Anpassung der Polartiere in der Färbung an die weiße Landschaft oder wie die Mimikryerscheinungen. Durch Auslese sind diese nicht zu erklären, da Auslese nicht den Übergang vom nichtangepaßten zum angepaßten Zustande bewirken kann. Es bleibt nur die Annahme eines dauernd wirkenden Reizes, dem vom Organismus in zweckmäßiger Weise Rechnung getragen wird. Um den Vorgang uns verständlicher zu machen, sei auf eine weitere Anpassungserscheinung hingewiesen. Ein Mensch, der vor ein neues Problem gestellt ist, sucht dieses zu überwinden, indem er sich ihm zunächst gewachsen macht. Nehmen wir an, er wolle ein Luftschiff erfinden; das Beispiel der Vögel wirke als äußerer Reiz auf ihn ein. Weiß er von vornherein, wie das Luftschiff beschaffen sein muß? Da das bekanntlich nicht der Fall ist, so versucht er, bis er die Lösung des Problems gefunden hat. Er kombiniert die aus zahlreichen Wahrnehmungen und Überlegungen gewonnenen Kenntnisse und schafft sich dadurch innere sekundäre Reize, welche auf unreife Nervenmoleküle wirken und diese zu neuartiger Reifung anregen. Ist der richtige Reifungsreiz gewonnen, so produziert das Gehirn die erforderliche Vorstellung und das Luftschiff ist erfunden; seine materielle Ausführung ist dann eine Kleinigkeit. Also ist die Schaffung des spezifischen Reifungsreizes durch Kombination des Außenreizes mit den bereits im Organismus gegebenen Qualitäten die Hauptsache für jede Reifung. Ist die Reifung vollzogen, dann findet der Außenreiz direkt seine Befriedigung. Auch eine in färberischer oder formaler Anpassung begriffene Tierart steht unter dem Einflusse eines Außenreizes, der empfunden und gemäß der Veranlagung des Tieres umgeformt und befriedigt wird. Bei einem Anorganismus wäre eine derartige Anpassung ganz unmöglich, denn die Energieäußerung, welche einen beliebigen Stoff trifft, kann in diesem zwar in irgend einer Form vorübergehend gespeichert, nicht aber zu seiner chemischen Abänderung verbraucht werden. Diese Möglichkeit ist aber im Organismus gegeben und nur durch sie lassen sich die zweckmäßigen Anpassungen desselben erklären; der Erregungszustand, diese Äußerung einer besonderen vitalen Energie,

die mit Empfindung und Bewußtsein verbunden ist und also einen psychologischen Vorgang repräsentiert (siehe das 11. Kapitel), gestattet eine den Umständen angemessene Verwertung des Reizes, eine Modifikation desselben unter dem Einfluß der Abhängigkeit aller Teile voneinander. Wie der Mensch sich erst für seine Absicht drainiert, indem sich aus der äußeren Ursache und den gegebenen Qualitäten der Organe ein Reifungsreiz, d. h. ein Reiz zur Reifung bestimmter Elemente, ergibt, so unterliegt auch jeder Assimilator unter Umständen einem aus der neuen von außen herantretenden Ursache und aus dem Einflusse anderer Moleküle durch Mischung (siehe Kap. 10, *D*) entstehenden Reifungsreiz, der ihn in ein neuartiges Ergatid umwandelt und so zur direkten Reaktion auf die neue äußere Ursache befähigt. Derart erklärt sich die Zweckmäßigkeit des Anpassungsgeschehens. Sie hat zur Voraussetzung die umfangreiche Veranlagung der biologischen Stoffe bei noch mangelnder einseitiger Differenzierung, die eben einseitige Differenzierung nach verschiedener Richtung hin gestattet. Ist die spezialisierende Reifung eingeleitet und zum Abschluß gebracht, so erscheint dadurch der betreffende Organismus angepaßt und nun zu weiterer Anpassung nicht oder nur in beschränktem Maße befähigt. Das Fortschreiten in der Anpassung erklärt sich daraus, daß der Organismus seine Potenzen nur allmählich erschöpft; jedoch muß, entsprechend der fundamentalen Beschaffenheit des Chemismus, früher oder später ein Abschluß der Reifung eintreten. Zu neuer bedeutsamer Anpassung bedarf es immer jugendlicher Organismen, also in Hinsicht auf die Biomoleküle: der Assimilatoren.

Auch die Reifung der Assimilatoren zu Ergatiden wird wohl immer nur bei Energiezufuhr möglich sein, da es sich um einseitige Komplizierungen des Chemismus unter Einfügung neuer Atomgruppen handelt. Daß dafür andere Atomgruppen eliminiert werden dürften, ist ohne weiteres anzunehmen. Die auxophore Gruppe wird daher jedenfalls bei der Reifung eine große Rolle spielen.

C. Urzeugung.

Ich komme jetzt zur Frage nach der Urzeugung. Ohne Zweifel muß Urzeugung angenommen werden, denn, wie ja in zahllosen Schriften schon dargelegt ward, können Lebewesen auf der Erde erst nach weitgehender Abkühlung derselben aufgetreten sein. Es nützt nichts, mit RICHTER, HELMHOLTZ und W. THOMSON anzunehmen, daß die Organismen der Erde aus Keimen, die mit Meteorsteinen von anderen Welten übertragen wurden, hervorgegangen sind.

Da das gesamte Weltall aus gasförmigem Zustand sich entwickelte, so muß irgendwo doch das Leben begonnen haben; da ferner die Meteore im leeren Weltraum und bei Durchkreuzung der Erdatmosphäre enormer Kälte und Hitze — Temperaturdifferenzen von Hunderten von Graden — ausgesetzt sind, wodurch jeder Lebenskeim zerstört werden muß, so bleibt nur die Annahme, daß die Erde selbst das auf ihr wirkende Leben produziert hat. Wie aber hat man sich die Urzeugung vorzustellen?

Ein Biomolekül ist, als Chemismus betrachtet, eine enorm komplizierte Kohlenstoffverbindung, die durch Synthese aus minder komplizierten Kohlenstoffverbindungen hervorgeht. Jetzt finden wir die hochorganisierten Stoffe nur in den Organismen gegeben; aber die Möglichkeit ihrer künstlichen Darstellung im Laboratorium, unter ganz anderen Bedingungen als sie im Organismus vorliegen, drängt die Ansicht auf, daß sie auch in der Natur unter anderen als den jetzt gegebenen Bedingungen entstehen konnten. Der Diamant bildet sich auch nicht mehr auf der Erdoberfläche, aber, wie seine Anwesenheit in den ausgefüllten Kraterschlünden Südafrikas erweist, im Erdinnern, unter enorm hohem Drucke, bei großer Hitze und anderen unkontrollierbaren Bedingungen. Es ist ganz gut denkbar, daß auf der Erde früher einmal Bedingungen vorlagen, die die von Organismen unabhängige, nicht vitale, sondern reinchemische Bildung von Kohlenhydraten und Eiweißstoffen gestattete. Wer dies zugibt, kann leicht auch die Urzeugung der Biomoleküle zugeben. Denn so groß die Kluft zwischen den Organismen und Anorganismen ist, in Hinsicht auf die Bildung braucht eine Differenz nicht notwendigerweise vorzuliegen (siehe das oben unter *A* Gesagte). Wie die Bedingungen für die Urzeugung sein müssen, darüber nachzugrübeln erscheint zwecklos, da wir ja den Chemismus der Biomeleküle nicht genauer kennen.

Wir dürfen annehmen, daß die Urzeugung nicht nur einmal, sondern viele Male sich in jener Zeit, als die Bedingungen dazu gegeben waren, vollzog. Die Notwendigkeit wiederholter Urzeugung ist allerdings nicht zu behaupten. Denn die Grundfunktion der Lebewesen ist die Assimilation, die zur Vermehrung der Urmoleküle führen mußte; für die Assimilation lagen aber die Bedingungen in einer Zeit, wo Urzeugung möglich war, denkbar günstig. Sowohl Nährstoffe als auch Energie standen jedenfalls in großen Mengen zur Verfügung. Eine wichtige Frage ist, ob es bei der Urzeugung gleich zur Bildung von Chondren oder gar von Zellen kam. Das erstere ist wohl anzunehmen; denn da sich die Bausteine der Biomoleküle notwendigerweise in größeren Mengen als molekülweise vorfinden mußten, so war

die gleichzeitige Entstehung zahlreicher Biomoleküle ohne weiteres gegeben. Daraus folgt natürlich die Chonderbildung nicht direkt; diese erscheint vielmehr wieder durch die eigenartige Veranlagung bestimmter Molekülmengen bedingt. Man kann auch auf die Entstehung von Chonderkolonien schließen. Dagegen konnten Zellen keinesfalls durch Urzeugung entstehen, da sie Summen verschiedenartiger Körner repräsentieren, aber die Differenzierung der Körner erst sekundär, als die Bildung neuer Biomoleküle durch ungünstigere Bedingungen erschwert wurde, sich vollzogen haben wird. Alle Funktionen der Ergatiden dienen der Assimilation; wenn nun die Assimilation ohne weiteres möglich ist, so sind spaltende, reduzierende, oxydierende und synthetische Ergatiden ganz überflüssig. Sie entstanden ohne Zweifel erst, als die freie Bildung organischer Verbindungen aufhörte und zugleich die Entladungen thermischer Energie nicht mehr so reichlich und allgemein sich vollzogen, also als es galt, durch Zerlegung hoch oxydierter Verbindungen (Kohlensäure, Nitrate, Sulfate u. a.) die zur Assimilation nötigen Stoffe und durch Bildung hochoxydierter Stoffe die zur Reduktion, Synthese und Assimilation nötigen Energiemengen zu gewinnen. Erst dann war die Entstehung von Zellen, also von Summen mannigfach differenzierter Chondren, Notwendigkeit und während die Urzeugung vieler verschiedener Assimilatoren kaum anzunehmen ist, da ja wahrscheinlich die Bedingungen auf der Erde in der Urzeugungsperiode überall ziemlich gleichartige waren, so muß dagegen die gleichzeitige Entstehung recht verschiedener Zelltypen selbstverständlich erscheinen, da eine Anpassung an mannigfaltige Bedingungen nötig wurde. Im übrigen ist es hier überflüssig zu versuchen, weiter in den Prozeß der Organismenentwicklung einzudringen.

Literatur.

1899. **Benda, C.**, Weitere Mitteilungen über die Mitochondria, in: Verh. Phys. Ges. Berlin. Jahrg. 1898/99.

1898. **Bouin, M. & P.**, Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées, in: Bibliogr. anat. Ann. 1898.

1899. **Bouin, M. & P.**, Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmatiques, in: Arch. Anat. Micr. T. 2.

1901. **Driesch, H.**, Die organischen Regulationen. Jena.

1882. **Ebner, V., v.**, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig.

1899. **Fischel, A.**, Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung, in: Anat. Hefte. Bd. 11.

1894. **Hatschek, B.**, Hypothese über das Wesen der Assimilation, eine vorläufige Mitteilung, in: Lotos (2) Bd. 14.

1884. **Helmholtz, —**, Über die Entstehung des Planetensystems, in: Vorträge und Reden. Bd. 2.

1896. **Jennings, H. S.**, The early development of *Asplanchna* etc., in: Bull. Mus. Harvard Coll. Bd. 30.

1900. **Meves, F.**, Über den von v. La Valette St. Georg entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, in: Arch. micr. Anat. Bd. 56.

1901. **Meves, F.**, Über die sogenannten wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwicklung, in: Verh. Anat. Ges. Bonn.

1897. **Mottier, D. M.**, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung, in: Jahrb. wiss. Bot. Bd. 31.

1875. **Pflüger, E.**, Über die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen, in: Arch. Phys• Pflüger.

1865 und 1870. **Richter, H. E.**, Zur Darwinschen Lehre, in: Schmidts Jahrb. ges. Med. Bd. 126 und 148.

1871. **Richter, H. E.**, Die neueren Kenntnisse von den krankmachenden Schmarotzerpilzen, ibidem Bd. 151.

1903. **Verworn, M.**, Die Biogenhypothese. Jena.

---

10. Kapitel.

Reizung und Reizspeicherung.

A. Centralkörner.

Die letzte Gruppe von Plasmakörnern, die noch zu besprechen bleibt, umfaßt die Reizkörner und Reizspeicherkörner. Zur Einleitung seien die Centralkörner herausgegriffen; bei Besprechung derselben wird das charakteristische Wesen der Reizkörner deutlich hervortreten. Die von VAN BENEDEN 1876 entdeckten Centralkörner gehören neben den früher geschilderten reduzierenden Farbkörnern der Pflanzen zu den überhaupt bestgekannten. Sie werden auch als Centralkörper oder, in Anschluß an BOVERI, Centriolen genannt und sind die einzigen Plasmakörner, an denen bei Tieren die Vermehrung durch Teilung nachgewiesen wurde; sie sind daher für uns von besonderer Wichtigkeit. Man trifft sie in allen Zellenarten an, und zwar gewöhnlich in der Ein- oder Zweizahl. Sind zwei vorhanden (Fig. 29), so liegen sie dicht beisammen (Doppelkörner = Diplosomen ZIMMERMANNS) und leiten sich von einem ursprünglich einfachen Korn ab. Nur in den wimpertragenden Zellen kommen sie in der Mehrzahl vor. Sie haften hier als einzelne oder als Doppelkörner an der Basis*) der Wimpern (Fig. 32), mit denen sie in der Zahl übereinstimmen (sogenannte Basalkörner [Blepharochondren]). Ihre Funktion besteht in der Beeinflussung des Gerüstes, denn gewissen Versuchen entsprechend (PETER) erscheint die Kontraktion der Wimpern von ihrer Anwesenheit abhängig. In den nichtwimpernden Zellen bedingen sie, wie es scheint allgemein, eine centrierte Anordnung der Gerüstfäden (Fig. 5) derart, daß jeder oder wenigstens ein Teil der Fäden winkelartig geknickt verläuft und sie mit dem Winkel berührt. Diese Gerüstanordnung prägt sich mehr oder weniger deutlich als Strahlung aus und tritt vor allem bei den Teilungsvorgängen hervor; man kann ihr Zustandekommen an Epithelzellen, die sich zur Teilung anschicken, beobachten, wie ich zum erstenmal genauer an Nierenzellen der Salamanderlarven dargetan habe (siehe meine Histologie und Fig. 33).

---

*) Die Beziehung der Centralkörner zu den Wimpern wurden von HENNEGUY und LENHOSSÉK nachgewiesen.

Hier ließ sich die Abhängigkeit der Strahlung ihrer Genese, Örtlichkeit und Rückbildung nach von den Centralkörnern mit voller Sicherheit feststellen und es wird dadurch die Abhängigkeit auch anderer komplizierterer Strahlungen im höchsten Maße wahrscheinlich.

Besonders bei den Teilungen der Geschlechts- und Furchungszellen treten komplizierte Strahlungen meist hervor. Die Centralkörner liegen hier innerhalb eines dichten Körpers, der sich leicht und ähnlich wie die Centralkörner selbst (Eisenhämatoxylinfärbung) tingiert und mit Boveri als Centrosom zu bezeichnen ist. Dieser wiederum ist von der Centrosphäre umgeben, die außer dem Gerüst, welches die Strahlung liefert, auch eine dichte feine Körnelung enthält, derart, daß die Sphärensubstanz sich vom übrigen Sark meist deutlich abhebt. Sie ist indessen ebensowenig wie die Centrosomen etwas Permanentes, immer Nachweisbares und kann nicht als ein besonderes Organ der Zelle, sondern nur als ein Apparat zur maschinenmäßigen Bewerkstelligung der Karyokinese, der nicht immer ausgebildet wird, angesehen werden. Vielleicht repräsentiert der chondromale Anteil der Sphäre in den Furchungszellen eine Anlage (Plastidgruppe, siehe unten). Das Centrosoma ist nichts als der innere modifizierte Teil der Sphäre*) und wie diese großer Formveränderung bei der Teilung unterworfen. Das Wesentliche sind allein die Centralkörner.

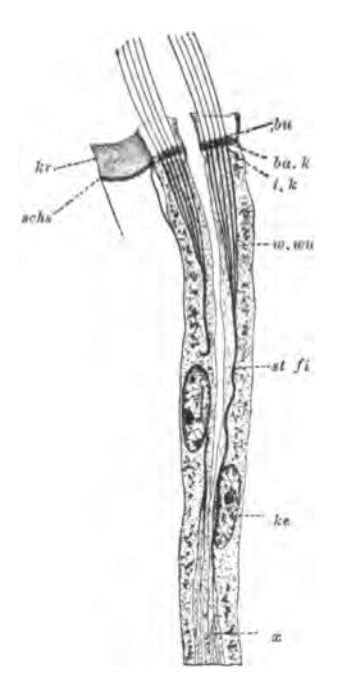


Fig. 32.
Anodonta mutabilis, Nährzelle. *kr* Kragen, *schs* Schlußleiste, *bu* Bulbus, *ba. k* Basalkorn, *i. k* inneres Korn, *w. wu* Wimperwurzel, *st. fi* Stützfibrille, *x* Auflösung derselben basal, *ke* Kern. Nach K. C. Schneider.

*) Gegen diese Anschauung hat sich besonders Boveri ausgesprochen, der das Centrosom selbst als Erregungscentrum der Sphäre ansieht und den Centralkörnern nur eine Bedeutung in Hinsicht auf die Teilung des Somas zuschreibt. Indessen ist dieser Standpunkt unhaltbar. Denn erstens sind allein die Centralkörner das einzig Konstante und immer Gleiche innerhalb der Strahlungen, während die Centrosomen fehlen können, was besonders für die erwähnten Epithelzellteilungen gilt; zweitens ist die Beziehung der Centrosomen zum Gerüst unzweifelhaft, wie schon aus den oft auffallenden Formveränderungen bei Halbierung der Strahlung hervorgeht, wofür ferner auch die bemerkenswerte Bildung der Centralspindel aus dem Centrosoma bei *Diaulula* Mac Farland spricht; drittens beweist doch die

Damit die Spindel entstehen kann, trennen sich beide Konstituenten des im Centrosoma eingeschlossenen oder frei im Centrum der Strahlung liegenden Doppelkornes und verschieben sich längs der Kernmembran, bis sie in opponierte Stellung gelangen. Jedem Korn folgt eine Hälfte der Strahlung. Jetzt öffnet sich der Kern und liefert die Spindelfasern*), die gleichfalls in den Centrosomen verankert erscheinen. Die Centralkörner, welche die Polkörner der Spindel repräsentieren, haben nun ihre bedeutendste Größe erreicht, woraus geschlossen werden kann, daß ihre Funktionsleistung während der Spindelbildung am intensivsten ist; immerhin sind ihre Größenveränderungen nur minimale und oft nicht nachweisbare. Während der Zelldurchschnürung teilen sie sich; an jedem Spindelpole befindet sich also jetzt ein Doppelkorn, das sich in den Tochterzellen dauernd als Centrum einer oft nur schwach ausgeprägten Strahlung erhält oder aber zu den eventuell entstehenden Wimpern in die oben geschilderte Beziehung tritt.

Bemerkenswert für die Centralkörner ist, daß bei ihnen die Vermehrungsperiode mit der Funktionsperiode zusammenfällt. Das gilt sowohl für die Polkörner, wie für die Basalkörner; wenigstens ist

---

Tatsache, daß die Centralkörner nicht die gleichen Größen- und Formveränderungen wie die Centrosomen durchmachen, gar nichts gegen der ersteren Bedeutung als Erregungscentren der Sphären und sind im übrigen Veränderungen an den Centralkörnern in jenen Fällen, wo sie der Untersuchung besser zugänglich sind, nachweisbar, ergeben sich auch ohne weiteres aus der Teilung, die der der Centrosomen vorangeht; viertens hat Morgan gezeigt, daß Centrosomen und Strahlungen auch auf andere Reize als die von Centralkörnern ausgehenden hin entstehen können, welcher Befund von Wilson bestätigt und 1902 auch von Boveri anerkannt wurde. Somit kann an der wesentlichen Bedeutung der Centralkörner und an der untergeordneten der Centrosomen nicht gezweifelt werden und dem widerspricht auch nicht, daß die Strahlungsradien bei Ausbildung von Somen nicht direkt bis an die Centralkörner in radialem Verlaufe zu verfolgen sind, da im innersten Teil einer von sehr viel Fäden gebildeten Sphäre eine regelmäßige Gerüstanordnung wohl nicht möglich ist. Das Wesentliche ist nur die Fixierung der Fadenwinkel im Centrosom, also in unmittelbarer Nähe der Centralkörner; die strukturelle Ausbildung der Somen kann Differenzen unterworfen sein.

*) In manchen Fällen, so mit Sicherheit bei *Diaulula* Mac Farland, liefert das Centrosom einen Teil der Spindel (Centralspindel). Dieser Befund ist überaus interessant, da sonst fast allgemein das Centrosom zur Spindelbildung nicht in Beziehung steht (siehe in meiner Histologie bei Amphibien Näheres); er schließt sich an Befunde bei Protozoen (vor allem R. Hertwigs) an, gemäß welchen das das Centrosom vertretende Organ aus dem Kern stammt, und es würde sich aus ihm ergeben, daß die Centrosomen ganz ungleichwertige Bildungen sind, was einen weiteren Grund abgibt, nicht in ihnen das Erregungscentrum der Sphären zu sehen. Siehe im übrigen Genaueres über die verschiedene Bedeutung und Abstammung der Centrosomen bei Boveri (1901).

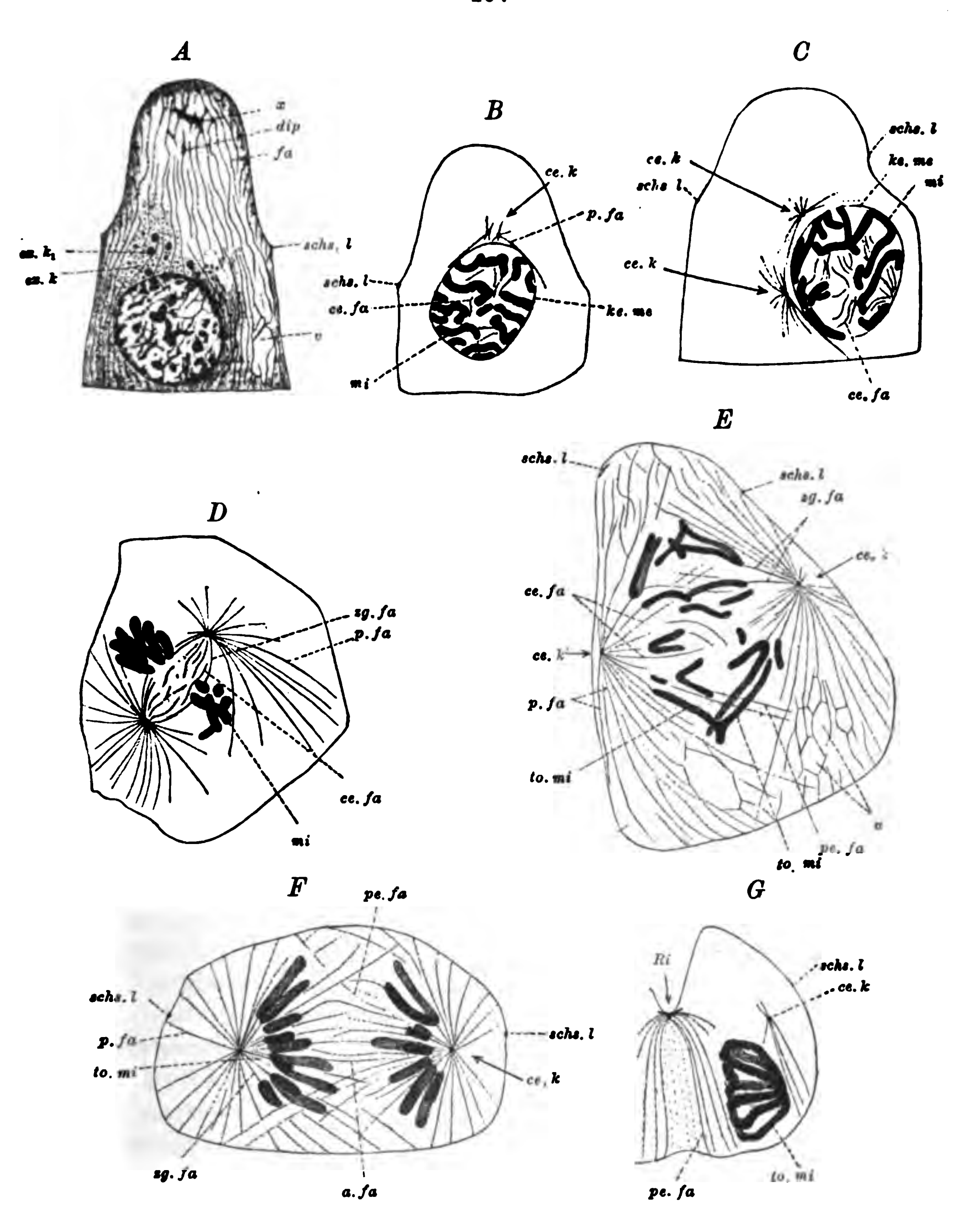


Fig. 33.

Salamandra maculosa, Larve, Teilung von Nierenzellen des Drüsenkanals. *A* **funktionierende,** *B—G* **sich teilende Zellen.** *B—D* **Prophase,** *E* **Metaphase,** *F* **Anaphase,** *G* **Telophase,** *B*, *C* **Knäuelstadium,** *D* **Mutterstern.** *ce. k* Centralkörner, *dip* Doppelkorn, *fa* Sarkfaden, *p. fa* Polfaden, *zg. fa* Zugfaden, *ce. fa* Centralfaden, *pe. fa* peripherer Faden, *a. fa* axialer Faden, *v* Vakuole, *mi* Mite (Kernschleife), *to. mi* Tochtermite, *schs. l* Schlußleiste, *Ri* Schnürring, zur Schlußleiste in Beziehung stehend, *ex. k* junge, *ex. k_1* ältere Sekretkörner.

für die letzteren nicht sicher nachgewiesen, daß sie zu irgend einem Zeitpunkt das Teilungsvermögen verlieren, wenngleich die Wimperzellen (mit Ausnahme der Centralwimperzellen) nicht mehr fortpflanzungsfähig sind, zugleich die Wimperzahl ein Maximum nicht überschreitet und somit die Vermehrung der Basalkörner tatsächlich ein Ende findet. Der sichere Beweis ferner dafür, daß die reiche Vermehrung der Centralkörner in ein und derselben Zelle mit einer Spezialisierung ihres Leistungsvermögens verbunden ist, insofern die Basalkörner (wieder mit Ausnahme der in den Centralwimperzellen gelegenen) nur mehr je einen Plasmafaden, nicht aber das gesamte Gerüst einer Zelle, zu reizen vermögen, muß gleichfalls erst erbracht werden. Es sei deshalb angenommen, daß die Centralkörner dauernd sich vermehren können und dabei ihr volles Funktionsvermögen wahren.

Indem so die Centralkörner in allen Zuständen gleich beschaffen und gleich funktionsfähig erscheinen, möchte man der Ansicht zuneigen, daß die in ihnen enthaltenen Biomoleküle sämtlich gleichwertig sind und jedes, wenn auch nicht zu ein und derselben Zeit, sowohl zu assimilieren als reizend zu funktionieren vermag. Indessen würden sie durch solch absonderliches Verhalten in so scharfen Gegensatz zu allen anderen Körnern gerückt, daß wohl eher angenommen werden darf, daß sich neben reizend funktionierenden Ergatiden auch Assimilatoren vorfinden, die sich durch Reifung in jene umzubilden vermögen. Es läßt sich natürlich nicht aussagen, ob bei der Reifung eine bedeutende oder nur eine geringfügige Abänderung des Chemismus sich vollzieht. Denn da wir unreife Centralkörner überhaupt nicht kennen, also immer nur eine Mischung von Assimilatoren und Ergatiden vor uns haben, so wissen wir nicht, ob die Qualitäten dieser Mischung auf die der Ergatiden oder der Assimilatoren oder beider zurückzuführen sind. Das Mengenverhältnis beider wird jedenfalls, solange an das Korn keine besonderen Anforderungen herantreten, ein genau abgewogenes sein. Bedingt ein Reiz Vermehrung der Assimilatoren und Ergatiden, sei es bei Einleitung einer Zellteilung oder bei Ausbildung der Wimpern, so dürfte auch dadurch das Mengenverhältnis kaum gestört werden und einfach Verdoppelung der Zahl beider Molekülarten sich ergeben, so daß die Tochterkörner völlig dem Mutterkorn gleichen. Wenn natürlich, wie es bei den Basalkörnern gewöhnlich der Fall ist, die Einzelkörner eines Doppelkorns sich in Größe, eventuell auch in Form, unterscheiden, so wird auch das erwähnte Mengenverhältnis nicht gewahrt sein. Auch die Tochterkörner der Polkörner sind nicht immer direkt nach Abschluß der Teilung gleich groß. Doch besteht

jedenfalls in allen Fällen die Möglichkeit einer sekundären Angleichung, da ein völliger Mangel von Assimilatoren nirgends behauptet werden kann. — Die merkwürdigen Umbildungen der Centralkörner in den Spermocyten bei deren Reifung können hier nicht berücksichtigt werden, da sie noch viel zu wenig genau analysiert sind (am besten in den Arbeiten von MEVES.)*

Die hier angestellten Betrachtungen mögen manchem überflüssig erscheinen, da wir ja eben zur Zeit so wenig über die Centralkörner wissen. Sie sind aber notwendig, erstens um den Vergleich aller Plasmakörner durchführen, zweitens um die nun näher zu erörternden Funktionen auf ein Substrat beziehen zu können, da mit dem bloßen Wort: Centralkörner nicht genügende Anhaltspunkte gegeben sind. Auch glaube ich nicht, daß sich gegen die angestellten morphologischen Betrachtungen viel dürfte einwenden lassen; sie sind sämtlich aus tatsächlichen Befunden abgeleitet.

Die Funktion der Centralkornergatiden kann nur hypothetisch erschlossen werden. Man weiß zwar, daß die Körner das Gerüst und wohl auch das Chondrom (Sphärenbildung) beeinflussen; wie das aber geschieht und vor allem, wie die Körner selbst zur Funktion angeregt werden, ist ganz unbekannt. Um zu einer bestimmten Anschauung zu gelangen, wollen wir zunächst prüfen, welche Ursachen eine Zellteilung veranlassen, da bei den Teilungen die Centralkörner ihre intensivste Tätigkeit entwickeln, somit hier am ehesten Beantwortung unserer Frage zu erwarten ist.

Zellteilungen kennzeichnen in erster Linie die Entwicklungsperiode eines Organismus. Ausgebildete, reife Tiere zeigen zwar auch Teilungen, aber nur in Organen, welche dauernd sich verändern und, abgesehen von den Gonaden, nicht allen Tieren zukommen. Man könnte sich daher sehr gut einen ausgewachsenen Organismus denken, der vollkommen existenzfähig wäre, ohne daß seine Zellen sich vermehren. Die Teilungen sind nur notwendig, den Organismus aus sich heraus zu vervollständigen. Sie erscheinen bei teleologischer Betrachtungsweise bedingt durch das Endresultat der Entwicklung; ist dieses erreicht, so hören sie auf. Daß in allen Fällen ein eigentlicher Entwicklungsabschluß nie erreicht wird, erscheint nebensächlich und erklärt sich ohne Zwang aus nie vollständig erreichter Erschöpfung der Gesamtveranlagung des Orga-

*) Siehe auch dessen Referat (1902).

nismus. Der Organismus ist gewissermaßen immer überwertig, niemals völlig einem bestimmten Tätigkeitszustand angepaßt. Vor allem überwertig sind die Keimzellen, da sich zahlreiche und differente Elemente aus ihnen entwickeln. Es fragt sich nun, worauf beruht diese Überwertigkeit? Handelt es sich um innere Qualitäten, die den Keimzellen im Gegensatz zu den spezialisierten Gewebselementen zukommen, oder ist es das Wirken eines Bildungstriebes, das sich nur in den Keimzellen betätigt und ihnen daher ein Übergewicht über die Gewebselemente verleiht, das sich eben in dem Teilungsvermögen äußert? Den letzteren Gedanken werden wir in Rücksicht auf die Betrachtungen des 1. Kapitels ohne weiteres fallen lassen können. Es bleibt demnach nur zu erörtern, ob in den Keimzellen besondere Qualitäten nachweisbar sind, die zur Teilung*) hindrängen.

In den meisten Fällen ist es unmöglich, Genaueres über den Umfang der Qualitäten in Zellen auszusagen. Man geht am besten von Gewebszellen aus, die einer besonderen Funktion angepaßt sind. Funktionierende Drüsenzellen, Flimmerzellen, in Hornzellen sich umbildende Deckzellen (Vertebraten), Nervenzellen, Muskelzellen, viele Bindegewebszellen, Nährzellen etc. teilen sich nicht mehr (über Ausnahmen siehe weiter unten); es bedarf beim Wachstum der Organe undifferenzierter Elemente, die nicht selten in Bildungsherden lokalisiert sind. Besonders wichtig ist der vielfache Nachweis, daß bei Regenerationen nach operativer Materialentnahme oder nach Verletzungen indifferenzierte Elemente das Regenerat liefern, nicht aber die funktionell einseitig angepaßten Zellen der betreffenden Organe. Die Ursache für dieses Verhalten ist nicht ohne weiteres ersichtlich, denn die zum Teilungsvorgang anscheinend allein nötigen Einzelelemente, wie Kern, Sarkgerüst und Centralkorn, sind auch in hoch angepaßten Zellen vorhanden. Daß sie sich trotzdem nicht teilen, erweist, daß eben zur Teilung noch mehr als die genannten Elemente erforderlich ist. Gewebszellen sind gewöhnlich nicht überwertig, indem sie nur das enthalten, was für ihre

*) Gewöhnlich heißt es, daß als Teilungsursache der Zelle deren Wachstum zu betrachten ist. Bei Protozoen wird teils starke Fütterung, teils Hunger (Jickeli), als Ursache angegeben. Diese Annahmen sind nach R. Hertwig zurückzuweisen, da sie den tatsächlichen Befunden nicht allgemein Rechnung tragen. Aber auch die Hertwigsche Annahme, daß Zellteilungen durch Veränderungen der Kernplasmarelation (siehe Kap. 6 *C*) ausgelöst werden, kann ich, als zum mindesten nicht genügend, nicht akzeptieren, da die Beziehungen des Kerns zum Sark doch nur eine Seite der komplizierten Abhängigkeiten innerhalb der Zellen repräsentieren. Jedenfalls sind die Teilungsvorgänge bei den Protozoen weit schwieriger zu beurteilen als bei den Metazoen, für welche die im folgenden aufgestellte Hypothese erschöpfend zu sein scheint.

Funktion notwendig erscheint. Entweder ist ihr Linom oder ihr Chondrom oder sind beide zusammen spezialisiert; sie sind gewissermaßen erschöpft, und wenn sie auch in einseitiger Richtung während der ganzen Lebensdauer des Organismus allen Anforderungen gerecht werden, so ist ihnen doch nicht allein eine Anpassung an andere Funktionen unmöglich, sondern auch die Teilung erschwert, da ihre letzten Strukturelemente in überwiegender Menge zu Ergatiden ausgereift sind. Eine Nerven- und Muskelzelle ist zwar nicht absolut unfähig sich zu vermehren, aber jedenfalls wird ein zur Teilung anregender Reiz eher bei indifferenzierten Zellen Wirkung erzielen als bei ihnen, da in jenen die vermehrungsfähigen Assimilatoren über die Ergatiden überwiegen. Findet aber der Reiz irgendwo Befriedigung, so entfällt er auf Grund der Abhängigkeit der Zellen voneinander (siehe unten) für andere Elemente.

Somit kommen wir zu dem Schluß, daß Teilungen vor allem an jenen Zellen sich vollziehen werden, wo die Ergatiden gegen die Assimilatoren im allgemeinen zurücktreten, wo die Plastiden*) über die reifen Chondren das Übergewicht haben. Dieser Zustand entspricht einer Überwertigkeit der Zellen, die zu Teilung und auch zu anpassender Reifung befähigt. Wo haben wir aber vor allem Überwertigkeit zu erwarten? Doch zweifellos bei den befruchteten Eiern, aus denen durch Teilung unzählige und äußerst differente Zellen hervorgehen. Die befruchtete Eizelle, kurz Ursprungszelle zu nennen, ist, wie ja auch Driesch betont, unendlich reicher veranlagt als jede ergastische Zelle eines ausgebildeten Tieres. Sie enthält alle Körnerarten des letzteren mindestens der Anlage nach, also jene fünf (siehe Kap. 9), richtiger sechs (siehe später) Stammformen (Plastiden) aus denen im Verlauf der Ontogenese die große Zahl reifer Körnerarten hervorgeht. Es liegt also eine wesentliche Differenz in der chemischen Beschaffenheit der Biomoleküle, im Biochemismus vor, dem natürlich auch eine Differenz im Nährchemismus, d. h. in der chemischen Beschaffenheit der Nährstoffe, entsprechen kann, wenn auch nicht zu entsprechen braucht.

Von Wichtigkeit erscheint in erster Linie die Differenz im Biochemismus. Sie erklärt sich durch folgende Momente. Erstens kommt in Betracht die Eliminierung von Plastidarten aus

*) Das ist scheinbar in dotterhaltigen Eizellen nicht der Fall. Hier überwiegen quantitativ die reifen Speicherergatiden über die Assimilatoren; aber es kommt auf die Zahl der Arten, sowohl der Ergatiden wie der Assimilatoren, an und in dieser Hinsicht sind auch in der ungeheuren Eizelle zweifellos die letzteren im Übergewicht über die ersteren.

den intermediären Zellen, wie die im Laufe der Ontogenese zwischen Ursprungszelle und ergastische Zellen sich einschiebenden Mittelformen genannt werden können. Der fundamentale Unterschied der animalen und vegetativen Zellen eines Keimes liegt mindestens zum Teil in der Eliminierung der Nutrochondrenplastiden aus den animalen Zellen, die dafür, wenigstens bei den Pleromaten (Spongien, Ctenophoren, Würmer, Arthropoden, Mollusken), in anderer Hinsicht reicher ausgestattet sind als die vegetativen. Die Möglichkeit einer solchen Elimination erscheint durch Ungleichteilung gegeben, wenn berücksichtigt wird, was im Kap. 5 über die Fermentzellen gesagt wurde. Es war dort die Rede von Bildungsherden des Sekrets, woraus auf die Lokalisation der betreffenden Stammformen ohne weiteres zu schließen ist. Hier sei noch erwähnt, daß Lokalisation von Bildungsherden auch in Speicherzellen nachgewiesen ist; ich erinnere an die Dotterkerne der Spinneneier, an den Dotterbildungsherd in den Eiern von *Molgula* (Ascidie) und von manchen Vertebraten (Vögel vor allem). Bildungsherde sind vermutlich auch die Sphären und Idiozome; mit der Zeit werden zweifellos noch manche andere nachgewiesen werden. — Zweitens folgt eine Differenz des Biochemismus schon aus einer Ungleichteilung des Stammformquantums einer Körnerart, wie sie z. B. in Hinsicht auf das Gerüst für die Vermehrung der Epidermzellen der Vertebraten von mir wahrscheinlich gemacht wurde (siehe meine Histologie pag. 119). Indessen erscheint diese Differenzierungsweise nur als eine spezielle Form der ersteren. — Drittens ist zu berücksichtigen die Reifung dieser oder jener Körnerart, wodurch intermediäre Zellen sich in ergastische umwandeln. Kombinationen aller drei Vorgänge, neben denen sich noch andere feststellen ließen, komplizieren das Entwicklungsbild natürlich bedeutend und so ergeben sich Ursachen genug für die Herstellung besonderer Chemismen, die untereinander und von dem der Ursprungszelle wesentlich verschieden sind. Die Keimzellen erschöpfen, wie Driesch sich ausdrückt, bei der Ontogenese ihre prospektive Potenz.

Zahlreiche Beispiele sind bereits bekannt, die die Überwertigkeit der Ursprungs- und auch gewisser Furchungszellen über die ergastischen Zellen erweisen. Wenn sich eine Ursprungszelle in ungleichwertige Furchungszellen teilt, so erweist sie dadurch, daß in ihr Anlagen, d. h. Herde differenter Plastidarten, vorhanden sind, die sich auf die Tochterzellen verteilen. Schon die zwei ersten Furchungszellen können ungleich veranlagt (inäquipotentiell, Driesch) er-

scheinen, wie es z. B. bei Nematodenkeimen der Fall ist (Boveri, zur Strassen). Die eine der beiden ersten Furchungszellen enthält hier allein die Anlage der Geschlechtsorgane; nur in ihr bleibt das Nukleom unreduziert, während in der anderen Zelle, die nur somatische Elemente liefert, die einzelnen Kernschleifen eine bedeutende Verkleinerung erfahren. In anderen Fällen sind zwar beide erste Furchungszellen gleichartig, aber sie vermögen bei operativer Trennung voneinander nur eine Halblarve aus sich zu entwickeln. Das ist der Fall bei den Keimen von Ctenophoren, wie durch die Untersuchungen von Fischel, Driesch u. a. dargetan ward. Fischel versucht plausibel zu machen, daß beim Ctenophorenei eine spezifische organogene Substanz, welche die Flimmerrippen liefert, im Umkreis des animalen Poles vorhanden ist. Entfernt man operativ einen Teil dieser Substanz, so treten an der Larve nicht alle Flimmerrippen auf. Wie dieser Befund in unsere Sprache umzusetzen sei, bleibt zur Zeit unsicher; vermutlich ist in Umgebung des animalen Poles das Eigerüst in charakteristischer Weise angeordnet. Dafür spricht die äußerst bemerkenswerte Tatsache, daß nach den Befunden von Mark und Kostanecki & Siedlecki die Polstrahlen in den befruchteten, aber noch ungefurchten Eiern von rechtsgewundenen Schnecken (*Limax*) während der Richtungskörperbildung sowie nach derselben in der Form einer rechtsgewundenen Spirale verlaufen, während sie bei der linksgewundenen Physa eine linksläufige Spirale bilden. Hieraus ergibt sich also die Bedeutung der Gerüstanordnung im Ei für die Organbildung aufs evidenteste. Es sei bemerkt, daß auch die Polarität der Eier ganz im allgemeinen aus bestimmter Gerüstanordnung erklärt werden muß.

Von zahlreichen Pleromatenformen*) (Würmer und Mollusken) ist weiterhin nachgewiesen worden, daß bestimmte intermediäre und ergastische Zellen aus bestimmten Eiportionen hervorgehen (so von Crampton für *Ilyanassa*, von Wilson für *Nereis*, von Jennings für *Asplanchna*, von Driesch für *Myzostoma*, von Lillie für *Chaetopterus*, von Blochmann für *Neritina* u. s. w.). Heider (1900) hat solche Eier, die ein Mosaik von differenten Anlagen repräsentieren, direkt Mosaikeier genannt. Sie zeichnen sich sämtlich auch dadurch aus, daß aus experimentell isolierten Blastomeren nur Halblarven, nicht Ganzlarven wie bei den Regulationseiern (siehe unten), hervorgehen. Bei den ersten Teilungen kommt es sogleich zu einer Eliminierung von Anlagen aus bestimmten Blastomeren, wodurch eben deren Entwicklung zu Ganzlarven unmöglich gemacht wird. Dieser mosaikartige Aufbau

---

*) Über diesen systematischen Begriff siehe in meiner Histologie.

vieler Eier war schon HIS bekannt, der daraus das Prinzip der organbildenden Keimbezirke ableitete. Aber man tut wohl gut, dies Prinzip fallen zu lassen. Denn von einer „formalen" Beziehung der Eiteile zu den Körperorganen kann nur in ganz exzeptionellen Fällen (siehe oben: Ctenophorenei) mit einiger Sicherheit geredet werden; im allgemeinen kann man nur sagen, daß in den Körperorganen, besser in gewissen charakteristischen Zellarten derselben, Anlagen zur Reifung kommen, die bereits gesondert im Ei vorliegen. Es ist also nicht das Organ im Ei angelegt, sondern nur eine dort zur Entwicklung kommende Plasmaqualität. Von gesonderten organbildenden Bezirken kann schon deshalb nicht die Rede sein, weil das Ei ja auch nur eine Zelle ist (O. HERTWIG). Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß alle Qualitäten des fertigen Organismus bereits im Ei der Anlage nach vorhanden sein müssen. Im Laufe der Ontogenese entstehen nicht neue Anlagen, sondern kommen nur die vorhandenen zur mannigfachen Verteilung und Reifung. Organbildende Stoffe im Sinne von SACHS und LOEB, welche in den Keimzellen neue Qualitäten auslösen sollen, sind durchaus abzulehnen; die Auslösung erfolgt auf ganz andere Weise (siehe unten). Der sogenannte hydranthenbildende Stoff der *Tubularia* (DRIESCH) dürfte eine besondere Hydranthenqualität in sich bergen, nicht aber eine solche im Regenerat auslösen.

Neben den Mosaikeiern gibt es eine Menge anderer Eiarten, die ausschließlich den Cölenteriern*) zukommen und sich durch den völligen oder fast völligen Mangel von gesonderten Anlagen auszeichnen. Es wurde experimentell für Medusen (ZOJA, MAAS), Echinodermen (vor allem DRIESCH), Ascidien (CHABRY, DRIESCH, CRAMPTON), *Amphioxus* (WILSON, DRIESCH), Teleostier (MORGAN) und Amphibien (HERLITZKA) nachgewiesen, daß aus jeder der beiden ersten, beziehungsweise der ersten 4, 8 und 16 (Medusen) Blastomeren verkleinerte Ganzlarven entstehen können. Die Blastomeren sind also in bestimmten, nach der Tierform verschiedenen Grenzen gleichwertig veranlagt und vermögen sich daher neugesetzten Bedingungen anzupassen, sich, wie man sagt, umzuregulieren (Regulationseier, HEIDER 1900). PFLÜGER und O. HERTWIG glaubten sogar in Hinsicht auf das Froschei im speziellen und die Regulationseier im allgemeinen von einer durchaus gleichartigen, isotropen Beschaffenheit des Sarks reden zu dürfen; man hätte sich dementsprechend vorzustellen, daß die Differenzierung der Eier zu mannigfaltigen ergastischen Zellen allein durch äußere Ursachen (formative Reize) bedingt werde (epigenetische Entwicklung). Indessen ergab sich auch für Regulationseier die Lokali-

*) Über diesen systematischen Begriff siehe in meiner Histologie.

sation gewisser Anlagen, wenn auch in beschränkterem Maße als bei den Mosaikeiern. Während z. B. beim Ctenophorenei auf Grund der räumlichen Verteilung von Anlagen ein einstrahlig-symmetrischer Bau, genau wie beim ausgebildeten Tiere, anzunehmen und zu unterscheiden ist zwischen einer Hauptachse und zwei differenten Nebenachsen, einem oben, unten, vorn, hinten und zwei gleichwertigen Seitenflächen, verhalten sich dagegen beim Echinodermenei beide Nebenachsen gleichwertig und es ist daher nur ein oben und unten, nicht aber ein vorn und hinten ausgeprägt. Die polare Ungleichheit wurde vor allem von Boveri und Driesch erwiesen; sie bedingt, daß zwar die Teilungen parallel zur Hauptachse gleichwertige Furchungszellen liefern, nicht aber, oder wenigstens binnen kurzem im Verlauf der Furchung, die Teilungen quer zur Hauptachse.

Die Entwicklung der Mosaikeier erscheint als Evolution, insofern es sich dabei um Sonderung der im Ei präformierten Anlagen handelt. *Zweifellos spielt diese Sonderung eine bedeutende Rolle bei der Ontogenese, aber es ist keine Frage, daß nicht sie allein die letztere ermöglicht.* Das ergibt sich aus den Eiern der Coelenterier, deren erste Blastomeren, wie bemerkt, isoliert kleine Ganzlarven zu liefern vermögen, die also so reich wie das Ei veranlagt sind. *Überhaupt sind unbedingt für jede Ontogenese Perioden von Gleichteilungen anzunehmen, sonst müßten enorm zahlreiche differente Anlagen für die Eier gefordert werden, die wir auch in Mosaikeiern nicht voraussetzen dürfen.* Von Keimesanlagen kann nur im hier vertretenen Sinne gesprochen werden, daß nämlich die Plastidarten in den Ursprungs- und intermediären Zellen nicht gleichmäßig verteilt, sondern lokalisiert sind; aber die Zahl dieser Plastidarten ist nur eine beschränkte und ebenso kann die Anordnung derselben nicht ins unendliche, sondern nur in sehr beschränkter Weise variieren. Wiederum erscheint ein völlig isotroper Bau der Ursprungszellen ganz unmöglich, da sonst eine zu große Zahl differenter formativer Reize gefordert werden müßte, um die Mannigfaltigkeit des fertigen Organismus zu erklären. Denn das Wirken eines Bildungstriebes, der alle Differenzierung erzeugt, wurde bereits im Kap. 1 widerlegt. Es verknüpft sich also in jeder Ontogenese Evolution mit Epigenese, d. h. Sonderung präformierter Anlagen mit sekundärer Erzeugung von Strukturdifferenzen durch Reifung von Anlagen unter dem Einfluß äußerer Ursachen (*epigenetische Evolution*, Driesch).

Wir betrachteten im obigen, in welcher Weise die Überwertigkeit der Ursprungs- und intermediären Zellen herabgemindert wird und derart aus dem embryonalen Biochemismus sich der ergastische ergibt. Solange noch Überwertigkeit vorhanden ist, teilen sich die Zellen in ununterbrochener Folge, wenn auch in sehr verschiedenem Rhythmus. Ein Ende der Teilungen ergibt sich nur nach vollendeter Umwandlung der intermediären Zellen in die ergastischen; den Abschluß repräsentiert die spezifische Reifung der letzten intermediären Elemente, die sich hierdurch ohne weitere Vermehrung in ergastische umbilden. Es kommt übrigens auch vor, daß Reifungen an Zellen eintreten, ohne den völligen Abschluß der Teilungen zu bedingen; das gilt z. B. für die Genitalzellen, deren Spezialisierung zu Eizellen auf Reifung bestimmter Plastiden (z. B. Dotterkörner) beruht, ohne daß hierdurch das Teilungsvermögen beeinträchtigt würde. Es schiebt sich nur in die fortlaufende Reihe der Teilungen eine Reifungsperiode ein, die einen großen Zeitraum umfassen kann. Teilung und Reifung lösen einander ab. Ich kann mir nicht versagen, hier auf das eigenartige Verhalten der Nesselzellen während der Entwicklung des Nesselorgans (siehe Kap. 5) hinzuweisen. Hier lösen sich zwar nicht Reifung und Teilung, aber Reifung und Wanderung ab. Wenn die Cnide bis zu einem gewissen Grade ausgebildet ist (Vorreifestadium, siehe meine Histologie), tritt plötzlich eine Unterbrechung des Reifevorganges ein, was umso auffallender ist, als Hand in Hand mit der Reifung eine Wasserentziehung aus der jungen Cnide geht, die zur Verfestigung der äußeren, flüssig angelegten Kapselwand (Sklera) führt. Die Zelle beginnt vom Bildungsherd der Cnidocyten aus zum Verbrauchsort überzuwandern und erst, wenn sie an diesem angelangt ist, findet die Reifung Fortgang und Abschluß. Dieser Wechsel im Verhalten kann nur durch die gleiche Ursache erklärt werden, die wir auch für die Teilungen und Reifungen der Zellen in der Ontogenese und bei den Genitalzellen anzunehmen genötigt sind (siehe unten).

Es wurde schon oben darauf hingewiesen, daß auch differenzierte Gewebszellen sich noch zu teilen vermögen, wenngleich diese Art der Zellvermehrung nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt und nicht überall nachweisbar ist. Zur Erklärung bedarf es einfach der Annahme, daß die noch teilungsfähigen ergastischen Zellen immer noch Reste der Überwertigkeit gewahrt haben, die aber durch die einseitige Reifung der meisten Plastiden beeinträchtigt wird und daher nur zu seltenen Teilungen führt oder überhaupt nicht mehr zur Geltung kommt. Interessante Schlußfolgerungen ergeben sich hieraus. Zu einer völligen Erschöpfung der Überwertigkeit wird es nur in seltenen

Fällen kommen; wie es scheint, sind Flimmerzellen (mit Ausnahme der Centralwimperzellen) ganz unfähig zur Teilung. Bei manchen, besonders niederen Tieren dürfte überhaupt die Überwertigkeit in vielen Gewebszellen dauernd eine beträchtliche bleiben; es würde sich daraus vielleicht zum Teil das andauernde Wachstum dieser Tiere ererklären. Bemerkt sei hier noch, daß nicht notwendigerweise für auch in ausgesprochenem Maße überwertige Zellen ununterbrochene Teilung gefordert werden muß. Wir sahen zwar, daß die Überwertigkeit den Reiz zur Teilung repräsentiert; es ergibt sich aber aus der unten darzulegenden Abhängigkeit der Zellen von der Gesamtheit des Keimes, beziehungsweise des ausgebildeten Organismus, die Möglichkeit, daß ein Gegenreiz die Teilung verhindert. Jedenfalls kann man nicht ohne weiteres behaupten, daß die Befruchtung den eigentlichen Entwicklungsreiz darstellt, wie sich am deutlichsten aus der Möglichkeit einer Parthenogenese ergibt. Hierfür spricht ferner, daß, wie durch die Gebrüder Hertwig gezeigt ward, der Kern des ins Ei eindringenden Spermions sich nur dann zu teilen beginnt, wenn das Ei ausgereift, nicht aber wenn es noch unreif ist. Wenn also die Eireifung, unter der hier nicht die Richtungszellbildung, sondern die Reifung des Sarks, die auch Vorbedingung für die Richtungszellbildung ist, noch nicht zum Abschluß kam, bleibt die Befruchtung ohne alle Bedeutung und es erhellt ferner aus zahlreichen Befunden, daß auch im sogenannten reifen Ei die Befruchtung weniger als Einleitung der Furchung, denn als Ursache des Reifungsabschlusses, der sich in der Bildung der Dotterhäute dokumentiert, anzusehen ist. Dringt doch in manchen Fällen, z. B. bei *Ascaris*, das Spermion normalerweise bereits vor der Richtungszellbildung in die Eier ein; es repräsentiert in diesen also nichts weiter als eine Summe von Anlagen, die gemeinschaftlich mit den vom Ei selbst gebildeten als Furchungsreiz wirken (siehe unten). Dieser selbst ist auf jeden Fall in der Überwertigkeit der Ursprungszelle zu suchen und wo anscheinend die Befruchtung den direkten Anstoß gibt, handelt es sich doch wohl nur vorwiegend um Entfernung eines Hemmungsreizes, welchem Zwecke auch ein anderer Anstoß, z. B. die chemische Beeinflussung des Eies, die eine Abfurchung desselben zur Folge hat, genügen kann (siehe die Experimente von Morgan, Loeb und Wilson über künstliche Parthenogenese bei Echinodermeneiern).

Nun kommen wir zu der überaus wichtigen Frage, wie die Überwertigkeit der Keim- und anderer Zellen die Teilung derselben auszulösen vermag. Damit die Anwesenheit der mannigfachen Anlagen in der Zelle in dieser so wichtige Vorgänge hervorrufen kann, muß sie von jenem Zellorgan, das bei der Teilung die Führerrolle spielt, empfunden werden. Sie muß auf das Centralkorn einen Reiz ausüben, der dieses wiederum veranlaßt, Gerüst und Chondrom zu reizen, was die Ausbildung und besondere Orientierung der mitotischen Figur zur Folge hat. Nur durch Funktionsleistung der Centralkörner erklärt sich ein Teilungsvorgang. Indem ich diesen Gedanken als nicht zu umgehenden hier sogleich bestimmt ausspreche, sei doch im folgenden erst versucht, Beweise für seine Richtigkeit vorzubringen. Ich knüpfe bei dieser Gelegenheit an das erste Kapitel an, in dem erörtert ward, auf welche Weise die Zellen der Urdarmanlage von *Echinus* sich different zu entwickeln vermögen. Nach Driesch bedurfte es dazu der Annahme eines autonomen Geschehens, das jedoch nicht anerkannt werden konnte. Es wurde vielmehr behauptet, daß unbedingt eine äußere Ursache für die Ungleichteilung oder lokalisierte Reifung von Urdarmzellen — welche Art des Vorgangs wahrscheinlicher sein dürfte, soll hier nicht erörtert werden — anzunehmen sei. Um die bekannten formativen Reize (siehe die Zusammenstellung bei Herbst) kann es sich, wie Driesch zeigte, nicht handeln; diese dürften vermutlich, wie auch Driesch meint, überhaupt nur eine geringe Rolle in der Entwicklung spielen. Somit müssen es also Reize sein, die bis jetzt gar nicht eingehender berücksichtigt wurden, und das ist zweifellos auch in der Tat der Fall.

In einem ausgebildeten Tier erkennen wir alle Teile in Abhängigkeit voneinander aus Ursache der Anwesenheit eines Nervensystems. Sehen wir ganz von den eigentlichen Sinnesorganen ab, so bleibt ein nirgends fehlendes System von freien Endverästelungen (Terminalen) sensibler Nerven (Fig. 34), welche die sogenannten Gemeinempfindungen aufnehmen und durch die anschließenden Leitungsbahnen den Centren übermitteln. Wir sind mit einer Fülle von freien Nervenenden ausgestattet, die zum Teil Auskunft geben über Druck und Temperaturänderung, zum Teil auch über die Lagebeziehungen der Organe und Organteile zu einander, ferner über die Örtlichkeit von äußeren Berührungen unterrichten. Ein sie treffender Reiz wird von uns lokalisiert auf Grund gewisser qualitativer Eigenheiten, die für jede Terminale verschieden sind und Lokalzeichen genannt werden. Daß sich zu diesen Lokalzeichen noch Erinnerungsbilder gesellen müssen, die in erster Linie von Wahr-

nehmungen des Gesichtssinnes sich ableiten und erst eigentlich die Verwertung des Lokalzeichens in Hinsicht auf die räumliche Lokalisation gestatten, hat uns hier nicht zu beschäftigen. Wichtig ist für uns allein der individuelle Charakter jeder Berührungsempfindung entsprechend den verschiedenen Örtlichkeiten des Körpers, woraus aber nicht auf Differenz in der Beschaffenheit der Terminalen, sondern auf Differenz in der Beschaffenheit der örtlichen Reize, wie sie sich aus der Struktur der betreffenden Körperregion ergibt, zu schließen ist. Man sieht ohne weiteres, daß dem strukturellen Bau

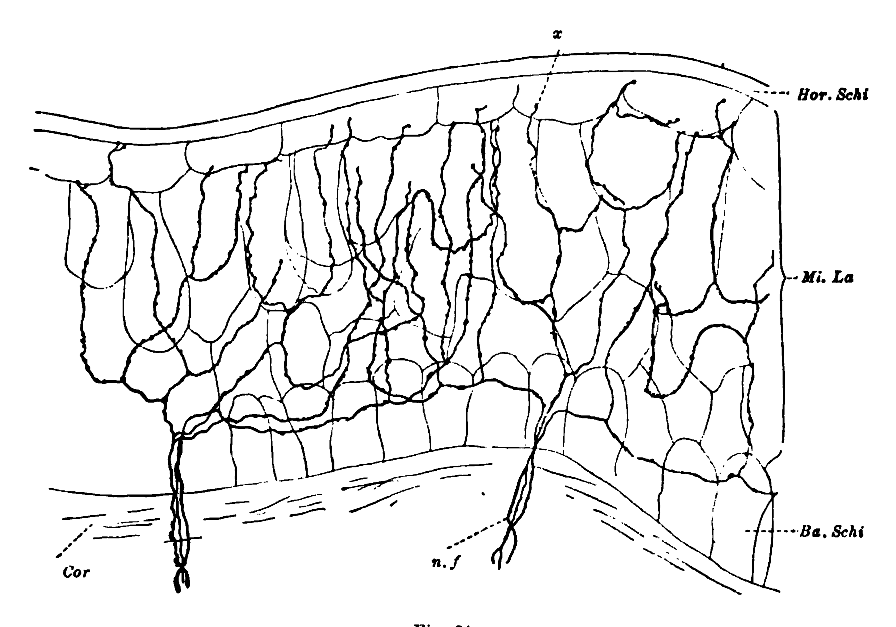


Fig. 34.
Salamandra maculosa, freie Nervenendigungen in der Oberhaut, mit Silber geschwärzt. *x* **Endigungen,** *Hor.-* **u.** *Ba. Schi* **Horn- und Basal- (Keim-)schicht,** *Mi. La* **Mittellage der Oberhaut,** *Cor* **Lederhaut (Corium),** *n. f* **Nervenfaser. Nach Retzius.**

jeder Körperstelle besondere Positionsreize entsprechen müssen, die uns alle bewußt werden und zur Lokalisation der Empfindungen Verwendung finden. Ohne Positionsreize wären wir die hilflosesten Geschöpfe, die es gibt; die so unscheinbaren, überall im wesentlichen gleichartigen freien sensiblen Terminalen sind uns also von größter Bedeutung.

Dem Keim fehlt ein solches Nervensystem, da er erst relativ spät Nervenzellen entwickelt. Aber darum ist er doch nicht bloß ein Haufen einzelner, voneinander unabhängiger Zellen, sondern ein Ganzes, in dem Positionsempfindun-

gen sich überallhin ausbreiten. Diese Annahme ist nicht zu umgehen. Denn erstens wissen wir, daß jede Einzelzelle an jedem Punkte reizempfindlich ist, wie ja besonders bei Protozoen eingehend festgestellt wurde; zweitens ist bekannt, daß in einem polycytären, des Nervensystems entbehrenden Organismus Reizübertragung stattfindet. Da in den Pflanzen Nervenzellen*) fehlen, sich aber doch Reize in ihnen ausbreiten, so muß es auch hier das Plasma selbst sein, das empfindet und leitet. Gemäß den in diesem Buche vertretenen Anschauungen vom Zellenbau ist es sogar ein leichtes auszusagen, welche Teile des Plasmas Reizüberträger und -aufnehmer sind. Wir brauchen bloß die Nerven- und Sinneszellen auf ihre Beschaffenheit zu prüfen, wobei sich zeigt, daß es das Gerüst ist, an welches die erwähnten Eigenschaften gebunden sind. Die Neurofibrillen und Perzeptionsorgane leiten sich ebenso vom Gerüst der undifferenzierten Zellen ab, wie es für die Muskelfibrillen nachgewiesen wurde. Wie aber die enorme Kontraktilität der letzteren sich aus der minder bedeutenden der Plasmafäden entwickelt hat, so sind auch die Irritabilität der Neurofibrillen und die Perzeptibilität bestimmter Fibrillenendigungen nur als Steigerungen von Eigenschaften, die den Fäden bereits zukommen, anzusehen. Daraus folgt, daß der Keim auch in Hinsicht auf diese höheren Eigenschaften der lebenden Substanz dem ausgebildeten Organismus vergleichbar ist. Nur sind, entsprechend dem embryonalen Chemismus der Keimzellen, diese Qualitäten schwächer ausgeprägt als am reifen Tier, dessen ergastische Zellen zwar an Mannigfaltigkeit des Leistungsvermögens weit gegen die embryonalen zurückstehen, sie aber an Intensität desselben übertreffen.

Im sich entwickelnden Keime ändern sich die Beziehungen der Zellen zueinander fortwährend bei Einfügung neuer Zellen. Der räumliche Widerstand, der sich den neuauftretenden Elementen lokal entgegenstellt, wird von allen empfunden, da das Gerüst ihn perzipiert und von einer Zelle zur anderen leitet.**) Ich nehme nun an, daß die Centralkörner für solche Positionsreize empfind-

---

*) Die Deutung der von Němec gefundenen sogenannten Neurofibrillen ist noch unsicher.

**) Besonders interessant sind die Nachweise der Abhängigkeit der Muskelbildung vom Nervensystem (siehe bei Herbst). Die Muskelanlagen entwickeln sich nur, wenn der zugehörige Nerv, und zwar, wie es scheint, der sensible, beziehungsweise die sensiblen Fasern des gemischten Nerven, an sie herantreten. Wenn sich dieser Befund bestätigen sollte, daß nämlich speziell die sensiblen Fasern den Auslösungsreiz liefern, so wäre er doppelt interessant, insofern als daraus die Unabhängigkeit der Muskelbildung vom funktionellen Reiz

lich sind und hierdurch sowohl ihre Einstellung in der Zelle, also die Orientierung der Spindelfigur, als auch die Art ihrer Einwirkung selbst, sei es auf das Gerüst, sei es auf das Chondrom, d. h. auf die afunktionellen Körner, bedingt wird. Zu dieser Annahme werden wir auch durch die Erfahrung gezwungen, daß für die Spindeleinstellung bis jetzt allgemein gültige Gesetze, die sich aus dem formalen und grob strukturellen Verhalten der sich teilenden Zellen ergeben würden, nicht festgestellt werden konnten; die HERTWIGsche, HEIDENHAINsche und andere Regeln haben sich als unzulänglich erwiesen, wie besonders durch BERGH, ZUR STRASSEN und JENNINGS dargetan ward. Bestimmend sind indessen nicht nur äußere Positionsreize, die sich aus den Beziehungen der Keimzellen zueinander (Abhängigkeit der Lage) ableiten und schon von DRIESCH als „Positionswirkungen", allerdings völlig rätselhafter Natur, gekennzeichnet wurden, sondern auch das feinere strukturelle Verhalten der Zellen, nämlich die Anwesenheit und Verteilung von Anlagen (Plastidgruppen), die als Reize auf die Centralkörner wirken und deren Verhalten bestimmen. Man kann sie als Strukturreize unterscheiden, die es verständlich machen, daß eine überwertige Zelle sich andauernd teilt, bis sie in den ergastischen Zustand übergegangen ist. Es steht damit etwa so, wie bei der Einfügung eines Fremdkörpers in einen Organismus. Der Fremdkörper wird dauernd eine Reizursache repräsentieren, die den Organismus zu den verschiedensten Versuchen, ihn zu eliminieren, veranlaßt. Ebenso bedingt die Anwesenheit der Anlagen früher oder später ihre Entfernung aus den überwertigen Zellen. Ist eine Plastidart aus dem Sark eliminiert, so ergibt das wieder einen neuen Reiz, der zur Reifung von Plastiden führen kann.

Kurz wir sehen in den Keimzellen eine Menge von Reizen wirkend, die bis jetzt noch gar nicht näher gewürdigt worden sind. Die Positions- und Strukturreize dürften in allererster Linie die ganze Ontogenese beherrschen — wie sie übrigens auch für den ausgebildeten Organismus von gleich hervorragender Bedeutung sind. Die Reize allein genügen aber nicht, die differenten Zellteilungen und Reifungen (auch Wanderungen) auszulösen; es bedarf vielmehr

---

hervorginge. Es genügt zur Reifung der Myoblasten ein bestimmter Berührungsreiz, was durchaus der oben gemachten Annahme von den Positionsreizen entsprechen und deutlich die Abhängigkeit der embryonalen Teile voneinander, von den Lagebeziehungen zum Ganzen, erweisen würde. Wie hier die Berührung der Myoblasten mit Enden von Nervenfasern, so löst in anderen Fällen eine andere Berührung Veränderungen (abweichende Spindeleinstellung oder Reifung bestimmter Anlagen) in den verschiedenen Keimzellen aus.

auch eines Organs, das mit den Reizen zu schalten vermag, indem es dieselben in bestimmter Richtung wirken läßt und zugleich ihre Wirkung modifiziert, d. h. den Reiz zweckmäßig umgestaltet. Das ist nur möglich dadurch, daß dem betreffenden Organ differente Reize zuströmen, die es in gesetzmäßiger Weise synthetisch zu verwerten vermag (siehe unter *E*). Als solches Organ ist das Centralkorn jeder Zelle anzusehen. Man kann ein Centralkorn gewissermaßen einer Nervenzelle vergleichen, der Reize zugetragen werden und die sie mannigfaltig verwertet; jedes Korn ist daher als sensibles Zellcentrum zu bezeichnen. Der ganze Entwicklungsgang eines Organismus löst sich, dieser Anschauung entsprechend, in Arbeitsleistungen der sensiblen Centren auf, deren jedes für alle Positions- und Strukturreize des ganzen Keims empfindlich ist, die also alle wirkend voneinander abhängen, wie es für sämtliche Nervenzellen eines Organismus, die auch direkt oder indirekt in Beziehung zueinander stehen, gilt. Im Centralkorn hat die Zellpsyche ihren Sitz, deren Funktion ganz allein die Entwicklungsmöglichkeit der Ursprungszellen vermittelt. Von hier gehen die Reize aus, welche an äquipotentiellen Systemen differente Entwicklung auslösen; aber diese Psyche handelt nicht in rätselhafter Abhängigkeit von einem einmaligen weit zurückliegenden primären Reize (Befruchtung), wie Driesch es für die autonome lokalisierende Wirkung seiner Entelechie annimmt, sondern jede ihrer Funktionsäußerungen ist ausgelöst durch einen Positions- oder Strukturreiz, dem sich mitbestimmend andere, aus der Abhängigkeit der Keimzellen voneinander sich ergebende Reize zugesellen.

Nach dem Mitgeteilten repräsentieren die Centralkörner eine besondere Art von Plasmakörnern, die als Reizkörner bezeichnet werden können. Ihre Funktion ist an die Ergatiden geknüpft, denen der Name Reizergatiden beizulegen ist. Sie unterscheiden sich von allen bis jetzt besprochenen Ergatiden (ausgenommen die der Linochondren, siehe unten) darin, daß sie nur in Beziehung zur lebenden Substanz stehen und weder zu toten Substraten chemische Verwandtschaft besitzen, noch auf sie einwirken. Es fehlen ihnen also sowohl typische haptophore als auch Arbeitsgruppen; sie sind nur empfänglich für direkte Einwirkung eines Erregungszustandes von

seiten eines fremden Ergatiden, wodurch in ihnen ein Erregungszustand ausgelöst wird, der sich wieder auf fremde Ergatiden überträgt. Der eigene Erregungszustand vermittelt eine Umwandlung des perzipierten Reizes in den funktionellen Reiz. Um nun aber das für die bereits besprochenen Ergatidarten aufgestellte Schema auch hier beizubehalten und so Einheitlichkeit der Vorstellung vom Bau der lebenden Substanz zu gewinnen, sei angenommen, daß entsprechend der haptophoren Gruppe fermentativer und synthetischer Ergatiden eine perzeptorische Gruppe und an Stelle der Arbeitsgruppe eine Reizgruppe sich vorfinde. Die perzeptorische Gruppe wird durch die im Gerüst sich ausbreitenden Reize affiziert und die Reizgruppe gibt den eigenen Erregungszustand des Ergatiden an das Gerüst ab. Diese Wirkung auf das Gerüst ruft einerseits Formveränderungen desselben hervor, führt also derart indirekt zur Ortsveränderung des an das Gerüst gebundenen sensiblen Centrums, sowie zur Mitose, und bedingt nun Gleich- und Ungleichteilung der Zellen. Sie vermittelt anderseits aber auch Beeinflussung des Chondroms, und zwar vorwiegend der afunktionellen Körner desselben, deren spezielle Reifung ja durch Reize eingeleitet werden muß. Die Möglichkeit einer Beeinflussung ergibt sich leicht, da die afunktionellen Körner wohl sämtlich aufs engste dem Gerüst anhaften und erst während der Reifung sich selbständig machen und in der Zelllymphe frei verteilen. Durch diese innige Beziehung zum Gerüst werden sie für Reize, die sich in diesem ausbreiten, leicht zugänglich. Übrigens dürfte es der unmittelbaren Anlagerung für die Reizübertragung gar nicht benötigen, da wir ja auch die reifen Körner, selbst wenn sie in einem abgeschlossenen Kapselraum (Nesselsekret) isoliert liegen, noch von Reizen abhängig sehen. Es genügt die Reizung eines Kornes, um den Reiz über die ganze Sekretmasse, durch eigene Reizübertragung von seiten der Körner, auszubreiten.

Einzelne Fragen betreffs der Reizumwandlung in den Centralkörnern kommen später zur Besprechung.

Literatur zu A.

1876. **Beneden, E. van**, Recherches sur les Dicyemides, in: Bull. Acad. Belg. (S. II), T. 41 und 42.

1883. **Beneden, E. van**, Recherches sur la Maturation de l'Oeuf, la Fécondation et la Division cellulaire. Gand et Leipzig.

1887. **Beneden, E. van, & Neyt**, —, Nouvelles Recherches sur la Fécondation et la Division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, in: Bull. Acad. Belg. (S. IV.), Bd. 14.

1895. **Bergh, R. S.**, Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden.

1887, 1888 und 1890. **Boveri, T.**, Zellenstudien. I., II. und III. Jena.

1895. **Boveri, T.**, Über das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes, in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) Bd. 29.

1899. **Boveri, T.**, Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in: Festschrift v. Kupffer. Jena.

1901. **Boveri, T.**, Zellenstudien. 4. Über die Natur der Centrosomen, in: Jen. Zeit. Naturwiss. Bd. 35.

1901. **Boveri, T.**, Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von *Strongylocentrotus lividus*, in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 14.

1902. **Boveri, T.**, Das Problem der Befruchtung. Jena.

1887. **Chabry, L**, Contributions à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples, in: Journ. Anat. Phys.

1896. **Crampton, H. E.**, Experimental Studies on Gastropod Development, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 3.

1897. **Crampton, H. E.**, The Ascidian Half-Embryo, in: Acad. Sc. New-York. Bd. 10.

1892 und 1893. **Driesch, H.**, Entwicklungsmechanische Studien. I., III., IV., V., VI., VII., VIII., IX., in: Zeit. wiss. Z. Bd. 53 und 55 und in: Mitteil. Z. Stat. Neapel. Bd. 11. (VII.—IX.).

1894. **Driesch, H.**, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig.

1895. **Driesch, H.**, & **Morgan, T. H.**, Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoreneies. I. und II., in. Arch. Entwicklgsmech. Bd. 2.

1895. **Driesch, H.**, Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 1.

1895. **Driesch, H.**, Zur Analyse der Potenzen embryonaler Organzellen, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 2.

1896. **Driesch, H.**, Betrachtungen über die Organisation des Eies und seine Genese, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 4.

1899. **Driesch, H.**, Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. ibid. Bd. 8.

1899. **Driesch, H.**, Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere, in: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 8.

1900. **Driesch, H.**, Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 10.

1902. **Driesch, H.**, Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie, in: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 11.

1900. **Eismond, J.**, Über die Natur der sogenannten kinetischen Centren der Zellen, in: Verh. Anat. Ges. 14 Vers.

1897 und 1898. **Fischel, A.**, Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. und II., in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 6. und 7.

1903. **Fischel, A.**, Entwicklung und Organdifferenzierung. ibid. Bd. 15.

1891. **Flemming, W.**, Über Zellteilung, in: Verh. Anat. Ges. 5. Vers. München.

1891. **Flemming, W.**, Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären, in: Arch. micr. Anat. Bd. 37.

1895. **Heidenhain, M.**, Cytomechanische Studien, in: Arch. Entwicklgsmech. Bd. 1.

1900. **Heider, K.**, Das Determinationsproblem, in: Verh. D. Zool. Ges. Graz.

1898. **Henneguy, L. F.**, Sur les Rapports des Cils vibratils avec les Centrosomes, in: Arch. Anat. micr. V. 1.

1901. **Herbst, C.**, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.

1902. **Herbst, C.**, Über die formativen Beziehungen zwischen Nervensystem und Regenerationsprodukt, in: Verh. 5. Internat. Z. Kongr.
1896. **Herlitzka, A.**, Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone (*Triton cristatus*), in: Arch. Entwicklgsmech. Bd. 2.
1897. **Herlitzka, A.**, Sullo sviluppo dei embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (*Molge cristata*). ibid. Bd. 4.
1893. **Hertwig, O.**, Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos, in: Arch. micr. Anat. Bd. 42.
1893 und 1898. **Hertwig, O.**, Die Zelle und die Gewebe. I. und II. Jena.
1887. **Hertwig, O. u. R.**, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, in: Jen. Zeit. Bd. 20.
1895. **Hertwig, R.**, Über Centrosoma und Centralspindel, in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 11.
1898. **Hertwig, R.**, Über die Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphärium Eichhorni*, in: Abh. bayr. Akad. Wiss. II. Kl. Bd. 29.
1903. **Hertwig, R.**, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Centralbl. Bd. 23.
1874. **His, W.**, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig.
1901. **His, W.**, Das Problem der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaften der Gewebe, in: Arch. Anat. Entwicklgsgesch.
1896. **Jennings, H. S.**, The early development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne, in: Bull. Mus. Harvard Coll. Bd. 30.
1902. **Jickeli, C.**, Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin.
1902. **Korschelt, E., & Heider, K.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. I. Jena.
1898. **Lenhossék, M. v.**, Über Flimmerzellen, in: Ergänzungsheft des Anat. Anz. Bd. 14.
1902. **Lillie, F. R.**, Differentiation without cleavage in the Egg of the Annelid *Chaetopterus pergamentaceus*, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 14.
1892. **Loeb, J.**, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Würzburg.
1900. **Loeb, J.**, On the Artificial Production of Normal Larvae from the Unfertilized Eggs of the Sea Urchin (*Arbacia*), in: Amer. Journ. Phys. V. 3.
1901. **Loeb, J.**, Experiments on Artificial Parthenogenesis in Annelids (*Chaetopterus*) and the Nature of the Process of Fertilization. ibid. V. 4.
1901. **Maas, O.**, Experimentelle Untersuchungen über die Eireifung, in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München.
1897. **Mac Farland, F. M.**, Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Z. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 10.
1897. **Meves, F.**, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa*, in: Arch. micr. Anat. Bd. 50.
1897. **Meves, F.**, Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen, in: Anat. Anz. Bd. 14.
1902. **Meves, F.**, Über die Frage, ob die Centrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind, in: Verh. Anat. Ges. (Anat. Anz. Bd. 21).

1902. **Meves, F.**, Struktur und Histogenese der Spermien. (Referat), in: Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. 11.
1893. **Morgan, T. H.**, Experimental Studies on Teleost Eggs, in: Anat. Anz. Jahrg. 8.
1895. **Morgan, T. H.**, The Formation of the Fish-Embryo, in: Journ. Morph. Bd. 10.
1896. **Morgan, T. H.**, The Production of Artificial Astrophaeres, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 3.
1899. **Morgan, T. H.**, The Action of Salt-Solutions on the Unfertilized and Fertilized Eggs of *Arbacia* and of other Animals. ibid. Bd. 8.
1899. **Peter, K.**, Das Centrum für die Flimmer- und Geißelbewegung, in: Anat. Anz. Bd. 15.
1883 und 1884. **Pflüger, E.**, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo, in: Arch. Phys. Pflüger. Bd. 31, 32 und 34.
1892. **Roux, W.**, Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies, in: Verh. anat. Ges. Wien.
1895. **Sachs, J.**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
1900. **Schneider, K. C.**, Mitteilungen über Siphonophoren. 5. Nesselzellen, in: Arb. Z. Inst. Wien. Bd. 12.
1902. **Schneider, K. C.**, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1901. **Vignon, P.**, Sur les centrosomes épithéliaux, in: Compt. Rend. T. 133.
1893. **Wilson, E. B.**, *Amphioxus* and the Mosaic Theory of Development, in: Journ. Morph. Bd. 8.
1896. **Wilson, E. B.**, On cleavage and mosaic-work. Appendix to Crampton, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 3.
1900. **Wilson, E. B.**, The cell in development and inheritance. New York. 2. Aufl.
1901. **Wilson, E. B.**, Experimental Studies in Cytology. I. A Cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Sea = urchin Eggs, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 12.
1898. **Zimmermann, K. W.**, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien, in: Arch. micr. Anat. Bd. 52.
1895. **Zoja, R.**, Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uove di alcune meduse (e di altri organismi), in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 2.
1896. **Zur Strassen, O.**, Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 3.
1898. **Zur Strassen, O.**, Über das Wesen der tierischen Formbildung, in: Verh. D. Z. Ges. Heidelberg.
1901. **Zur Strassen, O.**, Über die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen, in: Arch. Entwicklungsmech. Bd. 12.

B. Gerüst.

Es wurde bereits erwähnt, daß das Gerüst reizleitend funktioniert. Dies Vermögen erhellt ohne weiteres daraus, daß die sicher reizleitenden Neurofibrillen*) der Nervenzellen nichts anderes als differenzierte

*) Auf die gänzlich unhaltbaren Ansichten, daß die flüssige Grundsubstanz der Nervenzellen und -fasern reizleitend funktionieren soll, nehme ich hier keine Rücksicht (siehe meine Histologie).

Plasmafäden vorstellen und daß ferner auch die Myofibrillen, die sich gleichfalls von Fäden ableiten, reizleitend funktionieren. Außerdem sind die Sinneshaare und sonstigen perzeptorischen Apparate (Fig. 35) modifizierte Wimpern, die wiederum extracelluläre Abschnitte von Plasmafäden vorstellen (siehe Näheres in meiner Histologie). Das

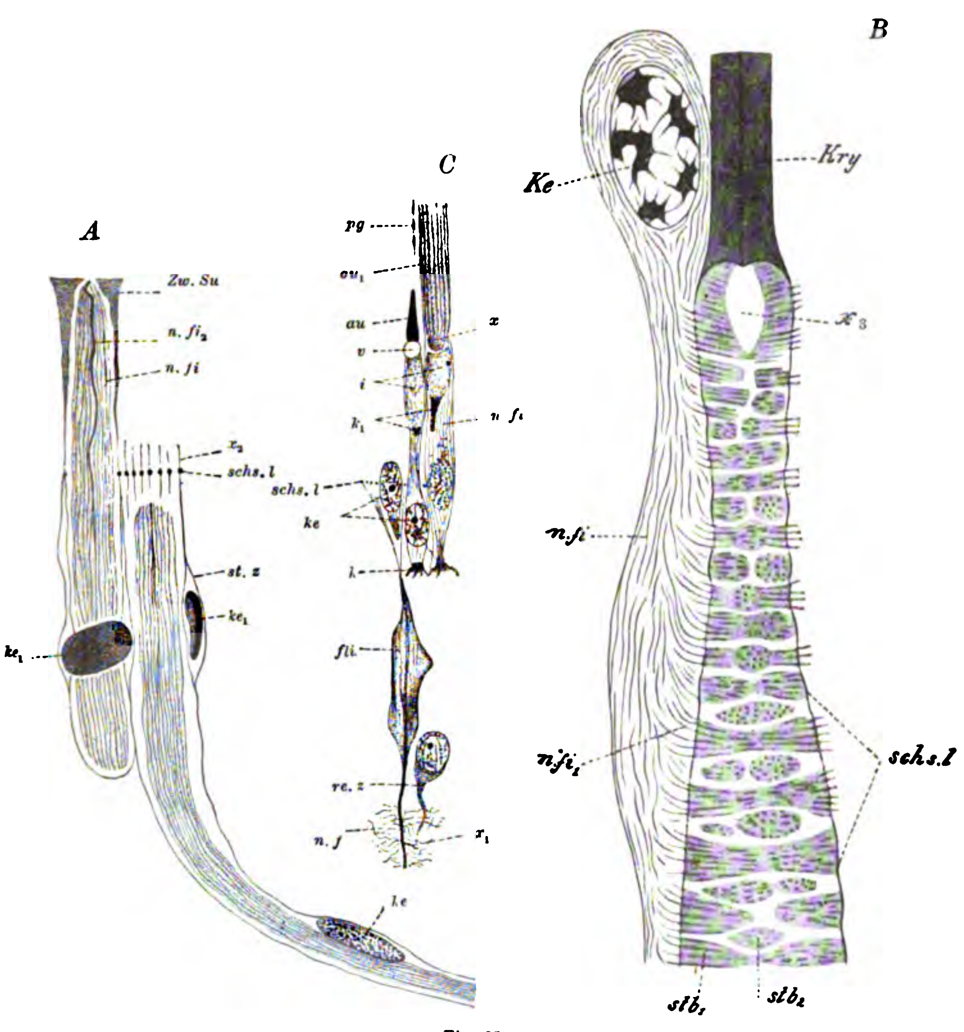


Fig. 35.

Typen von Sehzellen. *A* von Pecten, *B* von Palaemon, *C* von Rana. *ke* Kerne, *n. fi* Neurofibrillen, *n. fi*$_1$ desgl. in Rhabdom eintretend, *n. fi*$_2$ dicke axiale Fibrille, *schs. l* Schlußleisten, *au* u. *au*$_1$ Außenglied von Zapfen und Stab, *i* Innenglieder, *k*$_1$ Körner unter denselben, *k* körnige Einlagerung an der Sehzellbasis, *x* homogene Füllmasse des Sehstabs, *v* Vakuole, *n. f* Nervenfasern, *x*$_1$ desgl. einer Stützfaser anhaftend, *flü* Flügel einer Stützfaser, *re. z* Retinazelle, *st. z* Stützzelle, *x*$_2$ zugehörige Fäden, *ke*$_1$ zugehörige Kerne, *Zw. Su* Zwischensubstanz zwischen den Sehstäben, *stb*$_1$ und *stb*$_2$ Stiftchenbündel längs und quer, *Kry* Krystallstück, *x*$_3$ Schrumpfungslücke. Nach K. C. Schneider.

Leitungsvermögen von nicht nervösen Zellen, so vor allem bei Protozoen und Pflanzen, wurde schon oben besprochen; als Leitungsapparat kann nur das Gerüst in Betracht kommen, da zur schnellen Reizübertragung Kontinuität der lebenden Substanz nötig ist und diese nur das Gerüst charakterisiert (leitfähig ist indessen jede plasmatische Substanz). Neurofibrillen, Myofibrillen und Plasmafäden unterscheiden sich, was die Leitfähigkeit anlangt, nur in Hinsicht auf die Geschwindigkeit der Übertragung, sowie in Hinsicht auf die Art der Reize, die übertragen werden. Am schnellsten wird eine Neurofibrille leiten, da sie ja ausschließlich dieser einzigen Arbeitsleistung angepaßt erscheint. Am mindesten veranlagt ist jedenfalls die

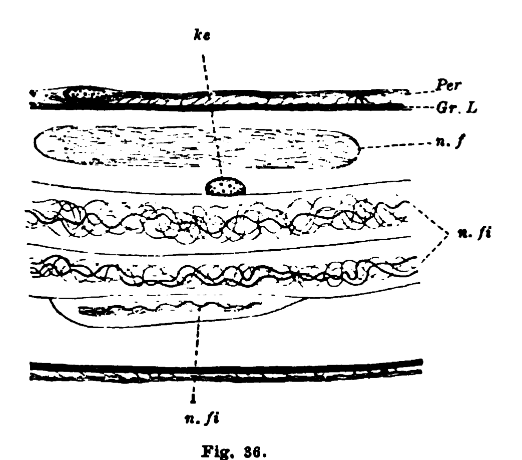


Fig. 36.
Lumbricus, Neurofibrillen eines Nerven. *n. f* Nervenfaser mit feinen Neurofibrillen (*n. fi* stärkere Fibrillen oder Fibrillonen), *ke* Kern, *Per* Peritoneum, *Gr. L* Grenzlamelle. Nach K. C. Schneider.

Myofibrille, wenn auch vielleicht nicht in Hinsicht auf die Geschwindigkeit der Leitung, so doch sicher in Hinsicht auf die Zahl der Reizarten, die sie zu leiten vermag. Denn da die Myofibrille nicht bloß Leitungsapparat, sondern auch Endorgan und dessen Funktion eine immer gleichartige ist, so kann auch auf Eintönigkeit der in ihr sich ausbreitenden Reize geschlossen werden. Anders dagegen bei den Plasmafäden (und vor allem bei den Neurofibrillen). Hier erhellt die Mannigfaltigkeit der Erregungszustände, welche sich in beiden ausbreiten, schon aus der Mannigfaltigkeit der aufzunehmenden und abzugebenden Reize.

Über den Bau der leitenden Substanz kann man sich folgende Vorstellung machen. Die Fäden und Fibrillen bestehen, wie in Kap. 2 und 3 dargelegt ward, aus Körnern (Linochondren), die auf Grund unvollständiger Teilung bei der Vermehrung untereinander direkten Zusammen-

hang wahren. Während an den Plasmafäden die körnige Struktur deutlich hervortritt, ist sie, wie an den glatten Myofibrillen, auch an den Neurofibrillen nicht zu erkennen; vielmehr erscheinen diese, um deren Erforschung sich vor allem Apathy und Bethe verdient gemacht haben, als glatte,

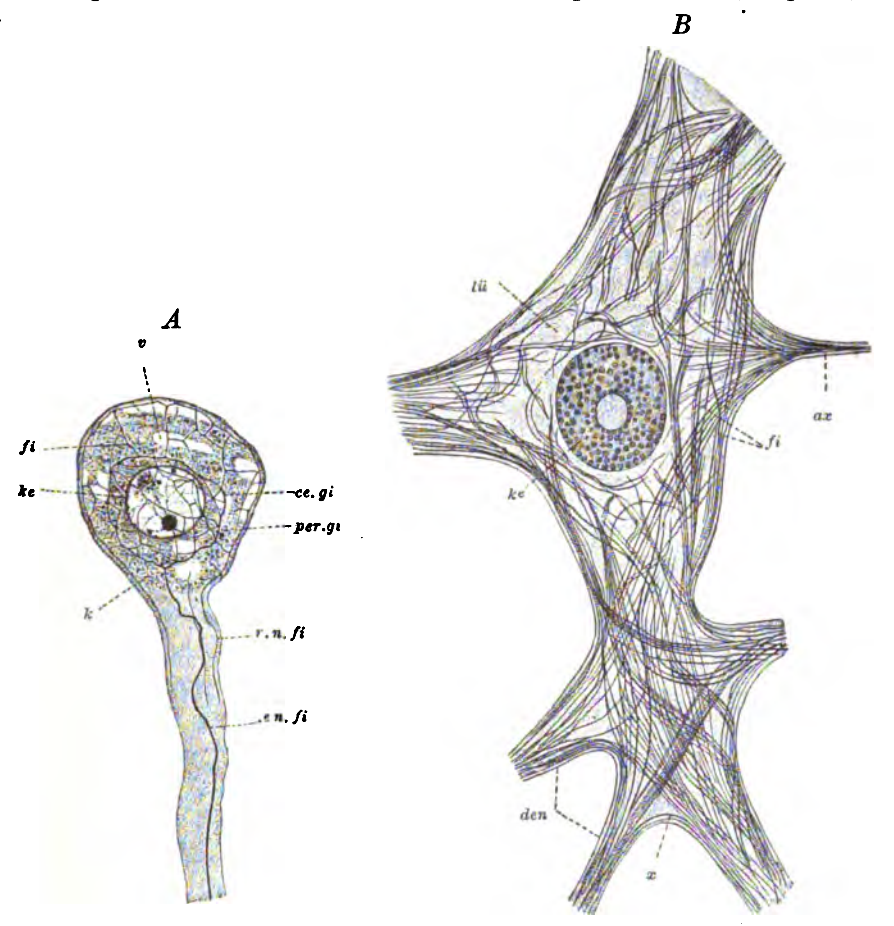


Fig. 37.

Nervenzellen, *A* von Hirudo, *B* von Homo (Ventralhornzelle des Rückenmarks). *fi* Neurofibrillen, *r. n. fi* reseptorische, *e. n fi* effektorische Fibrillen, *ce. gi* centrales, *per. gi* peripheres Zellgitter, *ke* Kern, *k* Nisslsche Körner, *lü* Lücke nach Lösung dieser Körner, *ax* Axon, *den* Dendriten, *x* Fibrillen, die aus einem Dendriten direkt in einen anderen eintreten. *A* nach Apathy, *B* nach Bethe.

durch gewisse Tinctionsmethoden (siehe meine Histologie) leicht färbbare Fibrillen (Fig. 36) von oft ausgesprochen engspiraligem Verlauf. Ihre Dicke unterliegt ebenso beträchtlichen Schwankungen wie ihre Zahl in den verschiedenen Nervenzellen und deren Fortsätzen. Im Zellkörper findet man immer sehr zarte Elemente, zumeist wohl Elementar-

fibrillen, die direkt als modifizierte Plasmafäden aufgefaßt werden dürfen und in mannigfaltiger Art gruppenweise angeordnet verlaufen (Fig. 37 *B*); manchmal aber sehr regelmäßige Netze bilden (Zellgitter von APATHY, Fig. 37 *A*). Da alle diese zarten Fibrillen aus den zuleitenden (rezeptorischen) Fortsätzen, sogenannten Dendriten, in den Zellkörper eintreten, so erscheint dieser als Sammelpunkt, der zugleich den Austausch der Fibrillen verschiedener Fortsätze untereinander ermöglicht. Aus dem Zellgeflecht oder Zellgitter sammeln sich die Fibrillen und treten in parallelem Verlauf sämtlich*) in den ableitenden (effektorischen) Fortsatz, sogenannten Axon, ein, dessen Seiten- (Lateralen) und Endverzweigungen (Terminalen) sie mit den zu reizenden Gebilden in Verbindung setzen. Im Axon sind die Fibrillen entweder gleichfalls isoliert oder in mannigfacher Weise zu dickeren Elementen (Fibrillonen) vereinigt; manchmal bilden alle Elementarfibrillen ein einziges Fibrillon, in anderen Fällen sieht man ein oder mehrere Fibrillone inmitten feinerer Fibrillen.

Es sei hier noch kurz erwähnt, daß sich der effektorische Fortsatz fast immer von den rezeptorischen Fortsätzen außer in Hinsicht auf die Fibrillenverteilung auch in Hinsicht auf das Hyalom wesentlich unterscheidet, insofern als er ganz oder fast ganz körnerfrei ist, während die Dendriten, sowie auch der Zellkörper, zahlreiche leicht färbbare, basophile Körner (NISSLsche Körner) enthalten, die sich gewöhnlich zu größeren, verschieden geformten Schollen vereinigen und nicht in allen Regionen des Sarks gleichmäßig verteilt sind. Doch über diese Körner wird noch im Abschnitt *C* zu reden sein; die Fibrillen selbst sind wieder als Summen von Biomolekülreihen aufzufassen, in gleicher Weise wie es für die kontraktile Substanz schon erörtert ward. Dort wurden Reihen von fermentativen und Reihen von synthetischen Ergatiden angenommen und beiden zugleich das Vermögen der Reizleitung zugesprochen. In den Neurofibrillen werden die Verhältnisse kaum wesentlich anders liegen; wir brauchen nur anzunehmen, daß die Fähigkeit der Myinsynthese und -spaltung zu Gunsten der Reizleitung stark unterdrückt wurde. Daß sie ganz unterdrückt wäre, läßt sich nicht für alle nervösen Elemente mit Sicherheit behaupten; jedenfalls ist für die Sehzellen der Wirbeltierretina Formveränderung, die sich doch nur aus der Kontraktilität der

*) Nach BETHE gehen in den Axon manchmal, vielleicht sogar sehr häufig, nur relativ wenige der aus den Dendriten in den Zellkörper eintretenden Fibrillen über (z. B. bei Ventralhornzellen des Rückenmarks von Säugern). Dieser sehr bemerkenswerte Befund würde dafür sprechen, daß die Dendriten nicht bloß rezeptorischer, sondern auch effektorischer Natur sind. Die hier zu machenden Ausführungen werden dadurch nicht berührt.

Neurofibrillen erklären kann, durch ENGELMANN nachgewiesen worden und deshalb auch für andere nervöse Zellen, wenigstens in geringem Maße, vorauszusetzen. — Eine weitere Frage ist, ob die Neurofibrillen gleich den Myofibrillen mit Assimilatoren ausgestattet sein dürften. Die Myofibrillen sind bei querer Durchschneidung zur Regeneration des abgetrennten Teiles befähigt. Ebenso ist bekannt, daß Nervenfasern bei querer Durchtrennung den cellulifugalen Teil zu regenerieren vermögen. Die Neurofibrillen müssen also dauernd der ganzen Länge nach Assimilatoren bewahren, was ja auch für die Plasmafäden anzunehmen ist.

Es ist nun auf das Wesen der in den Neurofibrillen sich abspielenden Vorgänge näher einzugehen. Ich akzeptiere den Standpunkt von WUNDT, nach welchem die spezifische Art des Erregungszustandes, der sich in den Neurofibrillen ausbreitet, durch den spezifischen Reiz im peripheren perzeptorischen Endorgan, beziehungsweise in den rezeptorischen Terminalen der sensiblen Fasern selbst, bestimmt wird. Die Hypothese der spezifischen Nervenenergie (J. MÜLLER), die besonders von HERING vertreten wird, ist insoweit unbedingt zurückzuweisen, als sie primäre angeborene Qualitäten der verschiedenen Nervenfasern, entsprechend den Endapparaten, von denen sie ausgehen, annimmt. Sie hat nur Berechtigung, wenn an eine beschränkte Anpassung der leitenden Ergatiden an immer wiederholte gleiche oder wenigstens eng verwandte Reize, wie sie z. B. oben für die Positionsempfindung vorausgesetzt wurden, gedacht wird. Weitgehend kann eine solche Anpassung nicht sein, denn man gewärtige sich folgende Tatsache. Die motorischen Nervenzellen des Rückenmarks können durch Reize der verschiedensten Art direkt oder indirekt erregt werden. Die gleichen Bewegungen werden durch Seh-, Hör-, Riech-, Schmeck-, Tast- und thermische Reize ausgelöst. Wenn nun auch in den meisten Fällen der periphere Reiz mehrere Neurone durchwandert, ehe er zur motorischen Zelle gelangt, so kann doch zwischen deren Fibrillen und z. B. denen der Opticusfasern kein weitgehender stofflicher Unterschied vorliegen, da sonst die Übermittlung der Reize Schwierigkeiten bereiten müßte. Die Annahme solcher Schwierigkeiten wird aber nicht durch Beobachtungen gestützt, erscheint vielmehr völlig überflüssig.

Gegen die HERINGsche Hypothese sprechen weiter folgende Tatsachen. Die Seh- und Hörorgane Blind- und Taubgeborener lösen, wenn sie mechanisch oder elektrisch erregt werden, keine Licht- und

Tonempfindung aus. Nur bei Blind- und Taubgewordenen ist das der Fall, es ist also sekundär funktionelle Anpassung eingetreten. Der Sehnerv selbst produziert übrigens niemals, wenn er mechanisch oder elektrisch gereizt wird, Lichtempfindungen; es kann somit von einer spezifischen angeborenen Energie bei ihm nicht die Rede sein. — Wenn bestimmte Nervenbahnen in den Centren zerstört werden, können andere von ursprünglich untergeordneter oder abweichender Bedeutung die Leitung der betreffenden Reize übernehmen; es kann also ein beträchtlicher struktureller Unterschied zwischen den Fasern nicht vorliegen. Auch müßten sich solche strukturelle Unterschiede doch irgendwie durch die mikroskopische Untersuchung nachweisen lassen, wenn wir z. B. berücksichtigen, wie verschieden die auch funktionell nicht gleichwertigen quergestreiften Muskelfibrillen verschiedener Tiergruppen oder überhaupt die Muskelfibrillen eines Tieres aussehen. Der Unterschied in der spezifischen Energie von Neurofibrillen der Seh- und motorischen Nerven dürfte nicht geringer anzuschlagen sein als der zwischen glatten und quergestreiften Muskelfibrillen; aber sowohl im färberischen wie im morphologischen Verhalten zeigen beide große Ähnlichkeit (Bethe, Embden). Ferner ist hervorzuheben, daß die Beziehungen der Neurone zueinander, wenn auch äußerst reiche, doch immerhin begrenzte sind. Apathys Annahme von Elementargittern in den Neuropilen (Nervenfilzen), durch welche Verbindungen aller Nervenzellen untereinander gegeben sein sollen, wurde von Bethe als unrichtig erwiesen. Es steht vielmehr jedes Neuron*) nur mit ganz

*) Die hier gemachten Angaben stellen sich auf den Boden der Neuronenlehre. Diese ist in letzter Zeit von Nissl besonders lebhaft angegriffen worden. Als Beweis gegen die genetische Einheit der Neurone, deren jedes sich aus einem Zellkörper, zahlreichen oder wenigen Dendriten und aus einem Axon mit Lateralen und Terminalen zusammensetzt, wird vor allem angeführt, daß manche Neurofibrillen ganz vom Zellkörper emanzipiert sind, wodurch sich z. B. die zur Reflexbewegung Anlaß gebende direkte Übertragung von Reizen unter Vermeidung der Zellkörper (al[illegible]ein durch das Elementargitter und die Axone) erklärt (Bethes Experimente an *Carcinus maenas*). Ich habe in meiner Histologie gezeigt, daß solch emanzipierte Fibrillen auch Hydroiden-Nervenzellen (pag. 48) zukommen. Ihre Ausbildung e[illegible]t sich ohne weiteres durch Verlagerung peripherer Teile des Zellkörpers [illegible]r Fortsatzbildung; es liegt nicht der geringste Grund vor, d[illegible]ammung dieser Fibrillen von anderen Bildungszellen zu [illegible]upten. Auch die Tatsache, daß nicht alle Fibrillen der Dendriten sich im Axon sammeln, erklärt sich ohne Zuhilfenahme der Ansicht, daß der Axon genetisch von besonderen Nervenzellen abstammt, deren Fibrillen sekundär in die Dendritzell[illegible]n einwachsen. Daß die Axone gar vermittels der pericellulären Golgi-Netze sich aus den Elementargittern (nervöses Grau) sollten herausdifferenzieren können (Nissl), ist eine Hypothese, die wohl ohne weiteres ad acta gelegt werden kann.

bestimmten anderen, manchmal mit nur sehr wenigen Neuronen im Zusammenhang. Diese nachweisbaren elektiven Beziehungen wären überflüssig, wenn die Fibrillen der einzelnen Neurone nur bestimmten Reizen zugänglich wären; spezifische Nervenenergie würde sich mit der Existenz von Elementargittern gut vertragen. — Aus all diesen Gründen geht wohl mit Sicherheit hervor, daß die Heringsche Lehre unbedingt zurückzuweisen ist.

Indessen wird auch von den Gegnern dieser Lehre das Wesen der Reizleitung vielfach falsch oder unzulänglich beurteilt. Hering stellte seine Lehre auf, weil er es für unmöglich hielt, daß das Gehirn im stande wäre, Licht und Farbe, Süß und Sauer etc. zu unterscheiden, wenn alle Nerven ihm nur Erregungen ganz gleicher Qualität zuführen. Von dieser wesentlich qualitativen Übereinstimmung der Erregungen in den Nerven kann natürlich keine Rede sein. Man vergleicht gewöhnlich die Nervenfasern mit Telegraphendrähten und weist auf die Mannigfaltigkeit dessen hin, was sich durch Drähte ganz gleicher Art mitteilen läßt, wenn die Endapparate von verschiedener Beschaffenheit sind. Indessen welche große Menge differenter Endapparate oder, was in diesem Falle dasselbe ist, verschiedenartiger Nervenzellen müßte man im Gehirn voraussetzen, wenn die hier lokalisierten Empfindungen ihrer Spezifität nach nicht vom Perzeptionsreiz, sondern von der Qualität der Hirnzellen bestimmt würden? Nicht der geringste morphologische Anhaltspunkt liegt zur Stütze solcher Auffassung vor. Man war zu ihr, daß nämlich die Vorgänge in den Nervenfasern qualitativ identische sein sollten, vor allem durch die du Bois-Reymondschen Untersuchungen über tierische Elektrizität gekommen, nach welchen sich in den elektrischen Erscheinungen der Nerven bei der Tätigkeit auch das eigentliche Wesen dieser Tätigkeit aussprechen sollte. Diese Annahme ist widerlegt und man weiß jetzt, daß die elektrischen Ströme nur Nebenprodukte der Reizübertragung darstellen; aber an der Gleichartigkeit aller Erregungszustände im Nerven wird noch ziemlich allgemein festgehalten.

Das gilt auch für die Verwornsche Biogenhypothese, über die eingehender im Kap. 8 berichtet ward. Statt der Du Bois-Reymondschen rein physikalischen Anschauungen vertritt die Verwornsche Hypothese eine teils chemische, teils physikalische Erklärung der Reizleitung. Was sich in den Nervenfasern fortpflanzt, soll partielle Dissoziation der Biogenmoleküle, also ein chemischer Vorgang sein; die Übertragung der Dissoziation wird aber physikalisch gedacht, da der explosive Zerfall eines Moleküls entweder direkt oder durch Erzeugung elektrischer Ströme im wasserreichen Plasma zum Anstoß für den Zerfall

anderer Moleküle dienen soll. Ganz ähnlich zerfallen bei KASSOWITZ durch Reiz die Plasmamoleküle vollständig in Trümmer, und da die Zerfallsprodukte unter bedeutender Wärmeentwicklung*) zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, so ergibt sich eine Reizung benachbarter Moleküle durch die Wärmeschwingungen. Abgesehen davon, daß diese Anschauungen beider Autoren es unverständlich lassen, warum beim Zerfall irgend eines beliebigen Moleküls nicht überhaupt immer die gesamte lebende Substanz zerfällt, wird durch dieselben auch der Übertragung differenter Reize in den Nerven nicht im geringsten Rechnung getragen. Der partielle oder totale Zerfall muß, da er zu den gleichen Zerfallsprodukten führt, immer den nämlichen Reiz auf Nachbarmoleküle ausüben; damit ist aber das Verständnis der Reizleitung nicht im geringsten gefördert, so daß die Hypothesen beider Forscher, die mit großem Nachdruck als „Lösungen des Rätsels der Innervation" (KASSOWITZ) vorgetragen werden, vollkommen wertlos gerade in Hinsicht auf das wesentliche Problem sind. Der eigentliche Kernpunkt des Reizleitungsproblems liegt in der Tatsache, daß so ungeheuer mannigfaltige Reize bei der Übertragung von einem Molekül der reizleitenden Substanz auf andere ihre Eigenart nicht einbüßen; daß also jedem Reiz ein ganz besonderer Erregungszustand entspricht.

Dieser Tatsache trägt aber auch die Hypothese der differenten Nervenenergie bei weitem nicht genügend Rechnung. Denn wäre auch jede Nervenfaser auf einen anderen Reiz abgestimmt, so würde doch immer noch ein krasses Mißverhältnis zwischen der Zahl der Fasern und der Reize vorliegen; man denke nur an die zahllosen Geruchsempfindungen, denen überdies sämtlich, wie hervorgehoben werden muß, ein völlig gleichartiges Substrat zu Grunde liegen dürfte, insofern als jede Riechzelle und dementsprechend auch jede zugehörige Nervenfaser für alle Geruchsreize zugänglich ist. Also, so zureichend auch die HERINGsche Hypothese sich in Hinsicht auf wenige differente und immer wiederholte Reize erweisen würde, so ist sie doch mit der Existenz zahlloser und immer neuer Reize ganz unverträglich. Denn je angepaßter funktionierende Elemente bereits sind, um so minder vermögen sie sich neuartigen Reizen anzupassen (siehe Kap. 9).

Daraus ergibt sich, daß alle bis jetzt aufgestellten Hypothesen über das Wesen der Vorgänge in der nervösen Substanz unhaltbare

*) Über auch nur einigermaßen ansehnliche Wärmeentwicklung im Nerven bei der Funktion ist so wenig Sicheres bekannt, wie über chemische Vorgänge. Die von RANKE, FUNKE und HEYNSIUS behauptete Säuerung der funktionierenden Nerven ist von LIEBREICH und HEIDENHAIN bestritten worden (siehe HERMANNS Handbuch der Physiologie Band 2, Teil I. 1879).

sind und nach einer neuen Erklärung gesucht werden muß. Um zu einer solchen zu gelangen, empfiehlt es sich, von der Reizspeicherfunktion (Ablagerung der Erinnerungsbilder), zu deren Verständnis bis jetzt speziellere Hypothesen überhaupt nicht aufgestellt wurden, auszugehen.

C. Reizspeicherung.

Die Reizspeicherung, welche das Gedächtnis ermöglicht, ist eines der wesentlichen Hilfsmittel für das Zustandekommen der höheren psychischen Phänomene. Man versteht unter Gedächtnis das Vermögen, frühere Eindrücke zu reproduzieren. Jedem Eindruck entspricht ein Erregungszustand der nervösen Substanz; es kann dieser Erregungszustand unabhängig vom primären Reiz aufs neue produziert werden. Demgemäß muß in der nervösen Substanz etwas von dem Erregungszustand zurückgeblieben sein, eine sogenannte Disposition, die seinen Neueintritt, auch bei Mangel des spezifischen Reizes ermöglicht. Die Disposition wird allgemein als materielle Spur, als Veränderung des molekularen oder atomistischen Gefüges in der Nervensubstanz aufgefaßt; Genaueres ist darüber natürlich nicht bekannt. Man weiß nur, daß das Erinnerungsbild um so leichter reproduziert wird und dem primären Eindruck um so mehr entspricht, je öfter dieser Eindruck sich wiederholte und von je größerer Bedeutung er war. Nie oder nur unter besonderen Bedingungen (Traum, Halluzination; siehe Kap. 12 *C*) erreicht jedoch das Erinnerungsbild die volle Frische des primären Eindrucks, auch verblaßt es mit der Zeit, was jedoch nicht für alle Erinnerungen gilt, von denen gerade die frühesten, Eindrücken der Kindheit entnommenen, sich bis ins höchste Alter auffallend frisch erhalten können.

Wenn wir nun fragen, wo die für die Erneuerung eines Eindrucks unentbehrliche Disposition abgelagert wird, so ist ohne weiteres zu antworten, daß das in der Neurofibrille, die den Reiz ursprünglich leitete, nicht der Fall sein kann.*) Diese würde sonst eben nur zur Leitung eines einzigen Erregungszustandes befähigt erscheinen, denn jede neue Erregung müßte die in Veränderung des Chemismus ausgeprägte Disposition verwischen. Somit ist unbedingt nötig anzunehmen, daß die Dispositionen sich außerhalb der

*) Pflüger (89) verlegt das physische Substrat der Erinnerung in die Fibrillen; soviel ich der Darlegung entnehme, kommt es aber Pflüger in erster Linie darauf an zu betonen, daß das Substrat auf einen organisierten Teil der Gehirnzellen, nicht aber auf einen flüssigen zu beziehen ist. Wenn er sagt: „Man kann sich nun die dauernde Fixation eines Bildes wohl in fester, nicht in flüssiger Materie denken", so stimme ich dem vollkommen bei.

Fibrillen ablagern. Wir können diesem merkwürdigen Vorgang der sogenannten Ablagerung materieller Spuren vielleicht dadurch näher treten, daß wir uns das oben erörterte hypothetische Verhalten anderer Körner ins Gedächtnis rufen. Es wurde angenommen, daß jeder von den Fadenenden der Keimzellen empfundene Lagereiz den an den Fäden angelagerten Centralkörnern übermittelt und von diesen in einen spezifischen Wirkungsreiz umgesetzt wird. Ähnlich mag der Vorgang bei der Ablagerung bestimmter Dispositionen in den Nervenzellen sein. Wir können annehmen, daß auch den Neurofibrillen Körner anliegen, welche die in den Fibrillen sich abspielenden Erregungen perzipieren. Diese erfahren aber durch den Reiz eine Umwandlung des Chemismus, die ebenso als Reifung zu bezeichnen ist, wie die Umwandlung der Assimilatoren zu Ergatiden in Ferment- und Speicherkörnern. In den den Neurofibrillen anliegenden Körnern, die zunächst nur aus Assimilatoren bestehen, erfolgt die Reifung letzterer — und sei es auch nur jedesmal eines einzigen Assimilators — zum eigenartigen Ergatiden durch einen von der Fibrille ausgehenden Reiz und es wird somit dies Molekül auf einen bestimmten Erregungszustand abgestimmt, dagegen aber für andersartige Zustände unzugänglich. Akzeptieren wir diese Anschauung, so haben wir die für jeden Gedächtnisakt notwendige materielle Disposition gewonnen. Jede Disposition würde einem spezifischen Ergatiden entsprechen, in dem ein bestimmter Erregungszustand gewissermaßen gespeichert wäre. Wie immer nun auch das reife Ergatid gereizt wird, es vermag, falls es überhaupt für den Reiz empfänglich ist, nur einen Erregungszustand zu produzieren, da seine Substanz diesem genau angepaßt ist. Diese Anpassung kann durch Wiederholung des gleichen Reizes gesteigert werden, ebenso wie sich ja die Reifung der anderen Körner Schritt für Schritt vollzieht.

Nicht alle Erregungszustände der Neurofibrillen werden gespeichert, sondern jedenfalls nur die, welche dem Organismus von besonderer Bedeutung sind. Es gibt sehr viele Empfindungen, die wir uns nicht oder nur sehr unvollkommen ins Gedächtnis zurückrufen können; das gilt z. B. für die Geruchs-, Geschmacks-, Tast- und thermischen Empfindungen, während die Seh- und Hörempfindungen fester haften. Gerade diese letzteren Empfindungen sind aber von besonderer Bedeutung für das Zustandekommen höherer psychischer Phänomene und gerade sie werden daher wohl in erster

Linie in den Nervenzellen festgehalten werden. Auch kommt noch ein Moment hinzu, das erst im Kap. 11 eingehender erörtert werden kann. Es bedarf der Aufmerksamkeit, um ein scharf ausgeprägtes Erinnerungsbild zu erzielen; der Reiz muß also im speichernden Molekül eine Zeitlang mit besonderer Intensität wirken, damit der Chemismus auf ihn gut abgestimmt werden kann. Jedenfalls erfüllt sich die Nervenzelle auf solche Weise nach und nach mit Dispo-

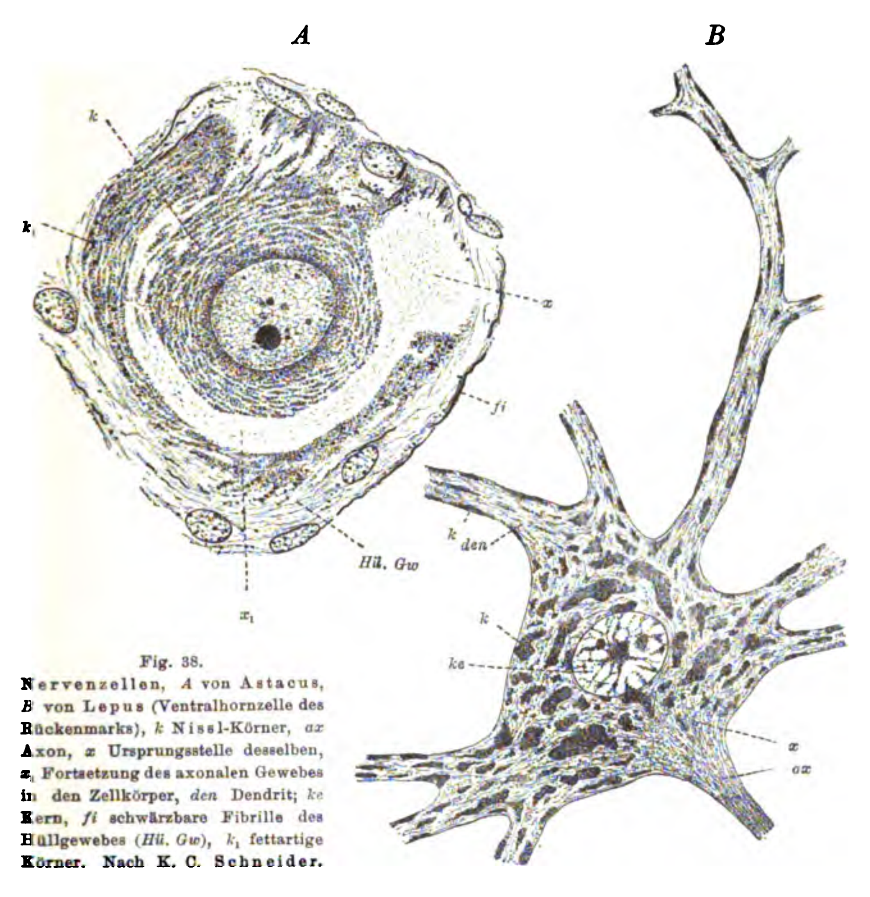


Fig. 38.
Nervenzellen, *A* von Astacus, *B* von Lepus (Ventralhornzelle des Rückenmarks), *k* Nissl-Körner, *ax* Axon, *x* Ursprungsstelle desselben, x_1 Fortsetzung des axonalen Gewebes in den Zellkörper, *den* Dendrit; *ke* Kern, *fi* schwärzbare Fibrille des Hüllgewebes (*Hü. Gw*), k_1 fettartige Körner. Nach K. C. Schneider.

sitionen für Gedächtnisakte und zweifellos besteht hierin ein wesentlicher Teil ihrer Funktionsleistung. Eine zweite Arbeitsleistung wird weiter unten erwähnt.

Die Körner, welche derart sich bestimmten Erregungszuständen anpassen, sollen Reizspeicherkörner genannt werden. Es fragt sich nun, ob in den Nervenzellen Elemente vorhanden sind, mit denen diese hypothetischen Körner identifiziert werden können. Da kommen ausschließlich die bereits weiter oben erwähnten Nisslschen Körner

in Betracht, deren Funktion bis jetzt unbekannt geblieben ist. Die NISSLschen Körner (Fig. 38) finden sich ausschließlich in den Zellkörpern und deren zuführenden Fortsätzen, hier wenigstens in der Nähe des Zellkörpers. Sie fehlen in diesen Fortsätzen nur selten ganz, so z. B. in den Spinalganglienzellen, die nur einen Rezeptor in der morphologischen Ausbildung eines Axons (Pseudaxon) besitzen. Den Axonen (Effektoren), sowie der Ursprungsstelle des Axons im Zellkörper, fehlen sie dagegen stets. Bedenken wir diese Verteilung der NISSLschen Körner recht, so ist sie gut vereinbar mit deren Deutung als Reizspeicherkörner. Denn es werden nur Dispositionen von Reizen, die den Zellen zugehen, nicht aber die in den Zellen selbst entstehenden Erregungen (siehe unten) gespeichert. Letztere können nur, wenn sie als Reize für andere Nervenzellen dienen, in diesen, von denen sie also rezipiert werden, zur Speicherung kommen. Der Mangel von NISSLschen Körnern in den Axonen erklärt sich also ohne weiteres entsprechend der hier vertretenen Hypothese.

Nicht so steht es in Hinsicht auf andere Befunde. Man glaubte die NISSLschen Körner bis jetzt am ehesten noch als echte Speicherkörner (Trophochondren, siehe Kap. 7) beurteilen zu dürfen, weil nachgewiesen wurde, daß sie bei starker Anstrengung der Zellen (fortgesetzte Reizung), sowie auch bei Hunger (HODGE, MANN, LUGARO u. a.) zerfallen, woraus auf ihre Verwertung für die Ernährung der Zelle geschlossen werden durfte. Wenn sie auch ihrer chemischen Beschaffenheit nach weder Glykogen, noch Fett,*) oder gar Dotter repräsentieren, in welchen Formen ja die Nährstoffe gespeichert werden, so erscheint die Möglichkeit ihres leichten Zerfalls doch wenig günstig für ihre Deutung als Reizspeicherorgane. Immerhin ließe sich annehmen, daß übermäßige Reizung diese Körner, die sicher die empfindlichste lebende Substanz, die es gibt, repräsentieren, leicht zerstört. Ferner wissen wir ja, daß bei Hunger auch die lebende Substanz selbst, nicht bloß das Reservematerial, angegriffen wird, und der ersteren Aussicht auf Erhaltung je nach ihrer Bedeutung für den Organismus schwankt. Gedächtniskörner kann der Organismus schließlich eher entbehren als Neurofibrillen oder als das Nukleom.

---

*) Fett (sogenanntes Fettpigment, Lipochrom) tritt in Gestalt farbiger Körner schon zeitig in den Nervenzellen auf (MÜHLMANN) und nimmt gegen das Alter hin oder bei Krankheitsprozessen an Menge bedeutend zu. Vermutlich handelt es sich dabei um fettige Degeneration von NISSLschen Körnern; als Reservenährstoff können die Fettkörner nicht gedeutet werden. Der Degeneration der NISSLschen Körner würde die Schwächung des Gedächtnisses bei der Alterszunahme entsprechen.

Es ist aber auch denkbar, daß in den Nervenzellen noch andere, nicht spezifisch färbbare Körner neben den NISSLschen vorkommen und jene die Reizspeicherkörner, diese wirklich Trophochondren vorstellen. Indessen möchte ich vorderhand an der geäußerten Anschauung festhalten; es wäre doch sehr bemerkenswert, wenn sich in Zellen von so hoher funktioneller Bedeutung, wie es die Nervenzellen sind, gespeicherte Vorräte von Nahrungsstoffen finden sollten (siehe auch das zum Schluß des Kapitels Angegebene), wo doch ein umgebendes Hüllgewebe existiert, das reich an Lymphe, also auch an Nährstoffen ist; wo die Blutzufuhr zu den nervösen Centren eine so bedeutende ist und die Nervenzellen selbst durch die Ausbildung von Lymphkanälchen, durch das gelegentlich nachweisbare Eindringen von Hüllzellen und Hüllzellfortsätzen (siehe HOLMGREN und meine Histologie) deutlich zu erkennen geben, daß ihnen normalerweise Nahrung in genügender Menge zugeleitet wird. Die Bedeutung der Reservenährstoffe in Muskelfasern ergibt sich aus ihrer Verwertung für die intramolekulare Atmung; da aber die Nervenzellen und Fasern des freien Sauerstoffs für ihre Funktion nicht entbehren können (siehe unten), so erscheinen Anhäufungen von Reservestoffen (sogenannte Sauerstoffdepots) überflüssig. Auch sollte man sie dann nicht minder in den Axonen als in den Dendriten erwarten, da auch die ersteren zur Arbeitsleistung der Energiezufuhr bedürfen. Zu bemerken ist noch, daß in Embryonalzellen die NISSLschen Körner fehlen und sich erst bei der Funktion entwickeln, was zur hier geäußerten Deutung gut paßt (siehe jedoch auch das im Kap. 11 über die Instinkte Gesagte).

D. Funktionelles.

Betrachten wir nun die Vorgänge in den Reizspeicherkörnern etwas genauer, um uns dann wieder den Centralkörnern und schließlich vor allem den Fibrillenkörnern zuzuwenden. Die Reizspeicherkörner erscheinen eminent vielseitig veranlagt, da sich die zugehörigen Assimilatoren nach unzähligen Richtungen differenzieren können. Jeder Assimilator ist befähigt, einen beliebigen, in einer angrenzenden Fibrille sich ausbreitenden Erregungszustand zu perzipieren und sich ihm entsprechend zu verändern, d. h. auszureifen. Erst das ausgereifte Ergatid dürfte, wenn es durch einen beliebigen Reiz erregt wird, dies sein Vermögen zur Geltung bringen und derart auf die Fibrillen einen Funktionsreiz ausüben, der als Gedächtnisreiz bezeichnet werden kann. Die Verhältnisse werden jedenfalls wie bei den übrigen Körnern liegen, bei denen Reifung und spezifische Funktion gesonderte Vorgänge repräsentieren (siehe im Kap. 9). Wie bei den Centralkörnern ist eine Perzeptions- und eine Reizgruppe

an den reifen Ergatiden anzunehmen. Die während des jugendlichen Zustandes (Assimilator) vorhandene Hilfsgruppe wird zweifellos bei der Reifung eine große Rolle spielen, wie es ja schon für andere Körner angenommen wurde. Denn es gilt den Chemismus in vielleicht nicht unerheblichem Maße zu verändern, dem Perzeptionsreize anzupassen, worauf dann das Ergatid in besonderer Weise auf eine bestimmte Erregung abgestimmt erscheint.

Wenn wir die ungeheure Menge von differenten Reizen, wie sie das Auge empfängt, berücksichtigen, so muß solche Anpassungsfähigkeit der Reizspeicherkörner erstaunlich oder fast unglaublich dünken. Aber es ist keine Vorstellung möglich, daß es anders sein könnte. Der zahllosen Menge von Bildern, die wir im Leben auffangen und uns mehr oder weniger stark einprägen, müssen ebenso viele differente Reizspeicherungen (Dispositionen der nervösen Substanz) entsprechen, denn alle Erinnerungsbilder sind gesonderte, selbständige Phänomene, wie der Eindruck, dem sie entsprechen, es selbst war. Zur dauernden Anpassung des Chemismus an die einzelnen Erregungszustände bedarf es aber der Energiezufuhr; wenn wir uns auch nicht im geringsten vorstellen können, wie der Chemismus verändert wird, so ist an der Veränderung doch nicht zu zweifeln und sie wird sich vielleicht einst mikroskopisch direkt nachweisen lassen. Da es sich nun jedenfalls um Komplizierung eines einfacheren Ausgangszustandes handelt, so dürften die Reifungen wohl zumeist endothermale Prozesse repräsentieren, also eine Hilfsgruppe voraussetzen. Am reifen Ergatiden jedoch erscheint die Hilfsgruppe überflüssig, da hier keine inneren Veränderungen mehr sich abspielen, sondern der ausgelöste Erregungszustand nach außen als Gedächtnisreiz abgegeben wird. Immerhin ist, da ein Gedächtnisbild durch oft wiederholten Perzeptionsreiz an Deutlichkeit gewinnt, nicht ohne weiteres von einem Abschluß der Reifung zu reden und somit dürfte die Hilfsgruppe vielleicht dauernd unentbehrlich bleiben.

Es fragt sich nun, ob auch den Centralkornergatiden eine Hilfsgruppe zuzuschreiben ist. Da es sich bei ihnen um Umwandlung mannigfaltiger Perzeptionsreize in vielleicht zahlreiche Funktionsreize handelt, so können die einzelnen Erregungszustände nicht gleichartig sein. Das setzt aber Veränderungen des Chemismus voraus, momentane Anpassungen, die jedoch wieder rückgängig gemacht werden. Es ist ein Ausgangszustand anzunehmen, aus dem sich die verschiedenen Erregungszustände durch vorübergehende Anpassung entwickeln. Bliebe die Anpassungsänderung bestehen, so würden die Ergatiden unfähig zu differenten Funktionsreizen werden.

Die Anläufe zu einseitiger Reifung müssen daher wieder rückgängig gemacht werden. Daraus folgt aber die dauernde Inanspruchnahme einer Hilfsgruppe, da mindestens die positive Abänderung des Ausgangszustandes Energiezufuhr verlangt, vielleicht aber auch die negative Abänderung des erzielten momentanen Reifezustandes, also die Rückkehr zum Ausgangszustand. Im Vergleich zu den Reizspeicherkörnern, in denen der Perzeptionsreiz eine einheitliche Verwendung findet, da er entweder die einseitige Reifung oder, nach deren Abschluß, den Gedächtnisreiz auslöst, ist bei den Centralkörnern die Verwendung eine doppelte. Der durch den Perzeptionsreiz ausgelöste Erregungszustand wird einerseits, unter Inanspruchnahme der Hilfsgruppe, die vorübergehende Abänderung des Chemismus, die ihm die eigenartige Färbung verleiht, anderseits den eigenartig gefärbten Funktionsreiz produzieren; er spaltet sich also in zwei Komponenten, die je nach dem Perzeptionsreiz von verschiedener Bedeutung sein dürften.

Bei Berücksichtigung der Fibrillen- (Faden-)körner sind zunächst zwei Arten zu unterscheiden. Die einen können als Sinneskörner, die anderen als einfache Leitkörner bezeichnet werden. Die Sinneskörner gehören den Neurofibrillen der Sinneszellen, speziell deren perzeptorischen Apparaten an, in denen überall Neurofibrillen nachweisbar sind (Fig. 35). Beide Arten von Körnern perzipieren Reize und übertragen sie auf Leitkörner; die letzteren perzipieren aber vor allem Funktionsreize anderer Körner und geben sie unverändert weiter; die ersteren dagegen perzipieren chemisch-physikalische (nicht-vitale) Reize und wandeln sie in bestimmte Funktionsreize um, die entsprechend den Aufnahmereizen verschieden sind. Übrigens ist der Unterschied kein prinzipieller, da nachweislich auch die Nervenfasern für physikalische und chemische Reize empfänglich sind; auch sind bis jetzt an den freien Nervenendigungen noch keine besonderen Differenzierungen mit Sicherheit festgestellt worden, an welche die Perzeption nicht-vitaler Reize gebunden erschiene. Somit ist nur die Perzeption ganz bestimmter nicht-vitaler Reize (Geschmacks-, Geruchs-, Tast-, Hör-, Seh- und statische Reize) an besondere Sinneskörner gebunden und durch deren eigenartigen Chemismus bedingt. Außer dieser Einteilung der Fadenkörner könnte man noch eine andere nach dem Grad des Perzeptions- und Leitvermögens unterscheiden. Die eigentlichen Fadenkörner, sowie die Myofibrillenkörner, werden jedenfalls weit minder befähigt zu Perzeption und Leitung sein als die Neurofibrillenkörner und die spezifischen Sinneskörner. Doch handelt es sich hier nicht um prinzipielle Unterschiede, vor allem schon deshalb, weil es noch gar nicht feststeht, daß die Neuro-

fibrillen nicht ganz allgemein auch kontraktionsfähig sind. In einzelnen Fällen (Neurofibrillen der Vertebratensehzellen, ENGELMANN) ist ihre Kontraktilität so gut wie erwiesen und kann daher auch anderen Fibrillen nicht ohne weiteres völlig abgesprochen werden. Zwischen kontraktilen Wimpern und Sinneshaaren besteht bei niederen Tieren (Cnidariern) nicht immer ein scharfer Unterschied. Wir werden nur sagen dürfen, daß besonders leit- und perzeptionsfähige Fibrillen und Fibrillenteile, wie es eben die Neurofibrillen und Perzeptionsorgane sind, die eine Grundfähigkeit, nämlich die Kontraktilität, mehr oder minder, vielfach vielleicht ganz, verloren und dafür die andere Grundfähigkeit, die sie als Reizkörner charakterisiert, stark entwickelt haben. Bei den Myofibrillen würde es gerade umgekehrt stehen.

Aus gewissen Beobachtungen an den Sehzellen der Vertebraten glaubte man schließen zu dürfen, daß die Perzeption des Lichtreizes durch einen chemischen Vorgang vermittelt wird. Die Beobachtungen sind folgende. Erstens findet man in den Außengliedern der Sehstäbchen (Fig. 35 *A*) einen gelösten (?) purpurroten Farbstoff (Sehpurpur), der durch Lichtwirkung auf die tote Netzhaut rasch zersetzt wird (BOLL, KÜHNE, KÖNIG). Beim Frosch kommt in gewissen Stäbchen auch ein grüner Farbstoff vor, der sich langsamer zersetzt. Man nimmt nun an, daß durch Lichtschwingungen auch in der lebenden Netzhaut die Farbstoffe zersetzt werden, ebenso wie es ja für gewisse chemische Verbindungen bekannt ist, die sich bei Lichtwirkung zersetzen, und daß der chemische Vorgang Anstoß zu weiteren chemischen Vorgängen ist, die sich in den Nervenfasern fortpflanzen. Gegen diese Annahme spricht jedoch vielerlei. Wenn auch der Sehpurpur und das Sehgrün zur Zersetzung neigen, so gilt doch nicht das gleiche für die in den Innengliedern der Zapfen bei den Vögeln gelegenen Farbstoffe, die doch jedenfalls auch für die Lichtperzeption von Bedeutung sind; ferner sind andere Augenpigmente, wie die der Chorioidea und des Tapetums, sowie die Pigmente der Haut und andere — es sei besonders auf das Chlorophyll und die anderen Chromophylle der Pflanzen verwiesen — obwohl sie ganz zweifellos Lichtschwingungen zu absorbieren vermögen, doch beständiger Natur. Auch ist ja völlig unbekannt, ob sich der Sehpurpur auch in der lebenden Netzhaut bei Belichtung zersetzt. Die Sinneszellen der Wirbellosen entbehren vorwiegend überhaupt der Pigmente und wenn solche vorkommen, wie z. B. in den Retinulazellen der

Arthropoden (Fig. 35 *C*),*) so stehen sie hier doch in keiner direkten Beziehung zur Perzeption. Daraus ergibt sich mit größter Wahrscheinlichkeit, daß das Pigment dort, wo es wirklich die Perzeptibilität der Sehzellen erhöht oder vielleicht sogar direkt bedingt,**) ebensowenig bei jedem Sehakt zersetzt werden dürfte, wie das Chlorophyll bei der Reduktion der Kohlensäure zersetzt wird.

Zweitens schloß man auf einen photochemischen Vorgang aus der langen Nachdauer der Reizung, welche den Sehakt wesentlich vom Hörakt, der sich momentan abspielt, unterscheidet. Bei dieser Nachdauer tritt im Nachbild auch eine Veränderung der Qualität und Intensität der Lichtempfindung auf, indem jede Farbe in ihre Komplementärfarbe und Weiß in Schwarz oder Schwarz in Weiß übergeht. Diesen subjektiven Verhältnissen räumt Wundt mit Recht größere Wichtigkeit für eine Theorie der Lichtempfindungen ein, als der mitgeteilten Zersetzung gewisser Sehpigmente durch Lichtwirkung in absterbenden Zellen. Es ist auch zuzugeben, daß sie weit besser im Einklang mit der Annahme eines chemischen Prozesses in den Perzeptionsorganen stehen, als mit der eines „vergänglichen Schwingungszustandes", z. B. einer Erschütterung der Moleküle (Druckreiz) oder Beschleunigung der Molekularbewegung (Wärmereiz); auch kann es keinem Zweifel unterliegen, daß in den lichtperzipierenden Ergatiden tatsächlich eine Modifikation des Chemismus sich vollzieht, da jedem besonderen Erregungszustand eine besondere Nuance des Chemismus entsprechen wird. Was in den Reizspeicherkörnern zur dauernden Spezialisierung (Reifung) der Moleküle führt, erzeugt hier, wie in den Centralkörnern, nur eine vorübergehende Änderung; gerade die Erscheinung des komplementären Nachbildes paßt gut zu dieser Hypothese, da sie, wie Hering meint, nicht Ermüdung, sondern Erholung des Ergatiden, d. h. Rückkehr des Chemismus zum Ausgangszustand bedeutet, eine Erscheinung, die bei Sinneskörnern mit minder reich modulierbarem Erregungszustand nicht beobachtet wird. Die tatsächliche Ermüdung der Netzhaut, welche diese unfähig zur scharfen Perzeption neuer Reize macht, erklärt sich sehr einfach durch die Annahme, daß dem Chemismus nicht Zeit genug zur Rückkehr in den Ausgangszustand bleibt, wodurch es ihm unmöglich wird, sich neuen Reizen anzupassen.

*) Die Pigmentkörner sind hier in die dargestellte Retinulazelle nicht eingezeichnet.

**) Nach Pizon ist das letztere der Fall. Die Pigmentkörner, die übrigens auch bei den Albinos nicht fehlen, hier aber keinen Farbstoff enthalten, sollen nach ihm die Sehzellen für die Lichtstrahlen zugänglich machen.

Ganz allgemein ergibt sich ohne weiteres eine Erklärung für die allen nervösen Substanzen zukommende Eigentümlichkeit, daß sie bei rascher Aufeinanderfolge von kräftigen Reizen unempfindlich werden, diese Reizbarkeit jedoch wieder erlangen, wenn sie einige Zeit lang von Reizen verschont bleiben.

Aus diesen nicht bestreitbaren chemischen Vorgängen folgt indessen nicht die Zersetzung des Sehpigments, des Sensibilisators der perzipierenden Substanz; ich glaube vielmehr die Konstanz der lebenden Materie während der Funktion auch für die Sehergatiden mit dem gleichen Rechte wie bei anderen Körnerarten behaupten zu dürfen. Vor allem deshalb, weil die Befunde an anderen Sinneszellarten nirgends die geringste Andeutung einer funktionellen Zersetzung der lebenden Substanz erkennen lassen. Eine solche Zersetzung könnte man beispielsweise für die Perzeption chemischer Vorgänge in den Geschmackszellen annehmen. Wenn auch die Perzeption mechanischer Reize (Tast- und Hörzellen) mechanisch durch Übertragung von Schwingungszuständen vorgestellt werden kann, so erscheint doch die Perzeption von Veränderungen im Chemismus der Umgebung am besten durch direkte chemische Wirkung der neuauftretenden Stoffe auf die Sinnesergatiden erklärbar. Das müßte sich jedoch irgendwie der morphologischen Untersuchung verraten;*) da aber eine chemische Einflußnahme nicht nachweisbar ist, so bleibt nur die Annahme, daß chemische Vorgänge die sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Geschmacksergatiden abspielen, von diesen in uns zur Zeit ebenso unerklärlicher Weise perzipiert werden, wie es für die Perzeption von Funktionsreizen, die von Reizkörnern ausgehen, gilt. Es muß bei der Perzeption zu chemischen Vorgängen kommen, da sich der Erregungszustand dem Reiz anzupassen hat; aber der Erregungszustand ist nicht selbst ein chemischer Vorgang, so wenig wie in den Ferment- und synthetischen Ergatiden.

Die Sinneskörner zeigen die engste Verwandtschaft zu den Centralkörnern, insofern sie den Perzeptionsreiz zu modulieren vermögen, d. h. in einen abweichenden Funktionsreiz umwandeln. Selbstverständlich besteht eine Abhängigkeit beider Reize voneinander; einem bestimmten Perzeptionsreiz ist immer ein bestimmter Funktionsreiz zugeordnet. Sind also erstere immer

*) Von mancher Seite (Sternberg z. B.) wird ja auch eine mechanische Einwirkung der „schmeckenden“ Moleküle auf die Geschmacksorgane, durch eine charakteristische Wellenbewegung, vertreten.

dieselben, so gilt das gleiche auch für die letzteren. Ebenso auch in den Leitkörnern. Eintönigkeit der Reizung wird immer Eintönigkeit der Funktion zur Folge haben und es ergibt sich daraus die Möglichkeit, daß sich bei dauernder Wiederholung eines einzigen vorübergehenden Reifungsvorganges in den Ergatiden eine gewisse Disposition entwickelt, die die Wiederholung begünstigt, dagegen den Eintritt anderer Reifungen erschwert. Somit kann sich eine mäßige Spezifizierung in der Funktionsleistung einer Neurofibrille oder gar eines Nerven ergeben, aber nie in solchem Maße, daß von spezifischer Nervenenergie zu reden wäre. Wo irgendwie Mannigfaltigkeit der Reize sich geltend macht, kann selbst von Dispositionen zu spezifischer Sinnesenergie nicht gesprochen werden; die Substanz der Sinnes- und Leitergatiden erscheint dann vielseitig abänderungsfähig. Diese Fähigkeit erfordert natürlich wie bei den Centralkörnern die dauernde Anwesenheit einer Hilfsgruppe, die also auch den Sinnes- und Leitergatiden zuzusprechen ist.

In den Neurofibrillen vollziehen sich somit bei der Ausbreitung der Reize immer chemische Vorgänge, die eine vorübergehende Anpassung der Ergatiden an die Perzeptionsreize vermitteln. Zwischen den Sinnes- und Leitergatiden liegt aber ein wichtiger Unterschied vor, daß nämlich in den letzteren Perzeptions- und Funktionsreiz sich entsprechen, in den ersteren nicht. Die Leitungsbahnen der nervösen Substanz, deren Ausdehnung im Vergleich zu den Perzeptionsorganen eine ungeheure ist, übertragen einen bestimmten Reiz auf weite Strecken durch Vermittlung unzähliger Leitergatiden, in denen überall der gleiche Erregungszustand hervorgerufen wird. Es müssen somit Perzeptions- und Funktionsreiz überall identisch sein. Das gleiche gilt selbstverständlich auch für alle nicht nervösen Biomoleküle, denen, wie bereits erwähnt, auch Leitvermögen von Reizen zugesprochen werden muß. Auch in Haufen von Fermentkörnern und jugendlichen Speicherkörnern können sich Reize ausbreiten, und zwar werden das wohl immer nur Reize sein, auf welche die betreffenden Moleküle abgestimmt sind, so daß sich daraus Identität des Perzeptions- und Funktionsreizes von selbst ergibt. Es kann sich also nur um Reize handeln, welche die Moleküle zu bestimmter Funktion anregen; die Leitfähigkeit ist dementsprechend nur eine sehr eingeschränkte, aber keinesfalls ganz in Abrede zu stellen.

Nun bleibt noch eine höchst bemerkenswerte Fähigkeit gewisser Reizergatiden zu besprechen, nämlich die der Reizsynthese. Auf

eine solche muß bestimmter Befunde und Überlegungen wegen unbedingt geschlossen werden, wenn auch die Befunde keineswegs vollständige sind. Es wurde oben angegeben, daß sich die Neurofibrillen in den Nervenzellen vielfach zu Gittern (APATHY, BETHE) verbinden, die ein eigenartiges charakteristisches Aussehen haben (Fig. 39). Anscheinend stoßen in den Eckpunkten der Gittermaschen drei Fibrillen von völlig gleicher Dicke zusammen, so daß der Gedanke, es könne sich nur um Verklebung zweier sich begegnender und dann gemeinschaftlich

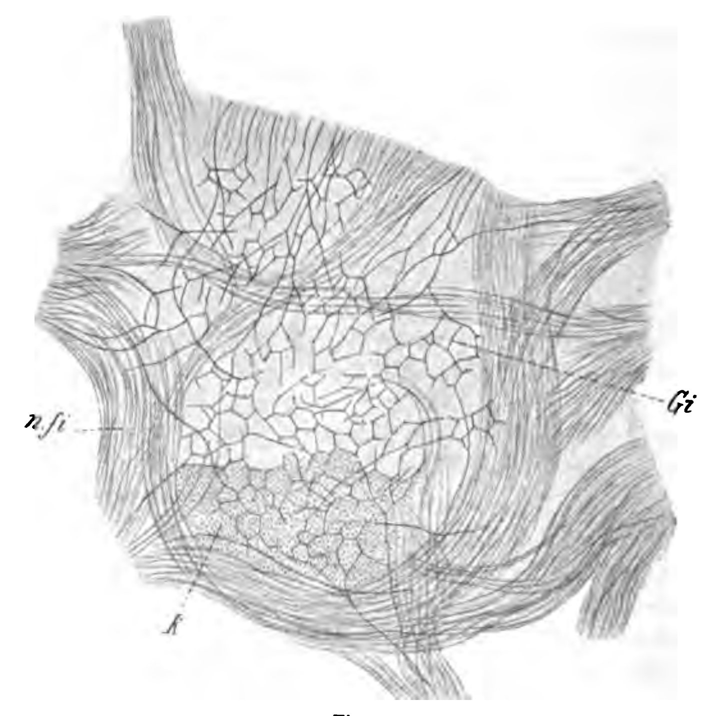


Fig. 39.
Nervenzelle des Lobus electricus von Torpedo marmorata. *n.fi* Züge durchgehender Fibrillen, *Gi* inneres Fibrillengitter (Zellgitter), *k* Nisslsche Körner, nur teilweis eingezeichnet. Nach Bethe 1900.

nebeneinander verlaufender Fibrillen handeln, von APATHY und BETHE zurückgewiesen wird. Nun glaube ich doch, daß letzteres der Fall ist, da die Ableitung der Fibrillenstruktur der Nervenzellen von der Gerüststruktur embryonaler Zellen diesen Glauben geradezu zur Forderung erhebt. Es würde demnach der eine Schenkel eines solchen Netzpunktes eine Doppelfibrille repräsentieren; man könnte dieser jedoch eine etwas abweichende molekulare Struktur zuschreiben, insofern als man annimmt, daß hier die Molekularfibrillen, aus denen sich jede elementare Neurofibrille aufbaut, in innigere Lagebeziehungen

zueinander getreten sind. Nur so ließen sich die tatsächlichen Befunde mit den hier vertretenen Strukturanschauungen vereinigen. Die letzteren finden übrigens eine besondere Stütze in den Befunden an zahlreichen Nervenzellen, deren Neurofibrillen nirgends Gitter bilden sollen. So findet BETHE bei Vertebraten nur bei relativ wenig Nervenzellarten echte Gitter, z. B. in Spinalganglienzellen und in den Zellen des Lobus electricus bei *Torpedo*. Die letzteren zeigen sowohl gitterbildende (siehe die Figur) als auch frei verlaufende Fibrillen, von denen die letzteren vor allem peripher gelegen sind. Bei Zellen des Ammonshornes und in den PURKINJEschen Zellen kommen lokal, nahe dem Kern und der Ursprungsstelle des Axons, Gitterbildungen vor.

Meiner Ansicht nach hat man aus theoretischen Gründen in allen oder wenigstens in sehr vielen Nervenzellen*) Gitter vorauszusetzen (siehe auch unten). Denn nur an den Knotenpunkten solcher Gitter kann sich eine Reizsynthese vollziehen, deren Notwendigkeit sich daraus ergibt, daß in den Nervenzellen sich Synthesen der psychischen Wahrnehmungen vollziehen. Die Empfindungen sind die Bausteine der Vorstellungen, aus denen wieder die Begriffe abgeleitet werden. Es sei hier im voraus bemerkt (siehe das nächste Kapitel), daß jedem Erregungszustand eine Empfindung entspricht. Die Erregungszustände der Reizergatiden wirken aber als Funktionsreize auf andere Ergatiden. Wie nun ein synthetisches Ergatid im stande ist, an seine haptophore Gruppe mehrere Stoffe zu binden, die dann durch Wirkung der desophoren Gruppe zu einem einheitlichen Stoff zusammengeschweißt werden, so nehme ich an, daß auch ein Reizergatid, wenn ihm gleichzeitig mehrere — gewöhnlich wohl nur zwei — Reize zuströmen, im stande ist diese zu einem einheitlichen Erregungszustand, durch entsprechende vorübergehende Abänderung seines Chemismus zusammenzuschweißen. Diese jedenfalls beträchtliche Abänderung des Chemismus wird ohne Zweifel die im Erregungszustand sich äußernde Energie stärker absorbieren, als es bei den geringeren Abänderungen bei Übertragung nur eines Reizes der Fall ist. Damit demnach ein Funktionsreiz abgegeben werden kann, werden die Perzeptionsreize einige Zeit lang wirken müssen; der Funktionsreiz selbst wird eine Synthese dieser letzteren repräsentieren und kann nun in anderen

*) Gitterbildungen fehlen vor allem in den motorischen Vertebratenzellen (Fig. 37 *A* einer Ventralhornzelle des Rückenmarks). In diesen erscheinen sie aber auch am ehesten entbehrlich, da zur Auslösung von Kontraktionen unmittelbar vorausgehende Synthesen nicht erforderlich sein dürften. Zu suchen wären Gitter vor allem in Zellen vom GOLGIschen Typus, welche so recht den internen Beziehungen in den Centren dienen.

Zellen, denen er zuströmt, als Perzeptionsreiz neben anderen wieder zur Synthese höherer psychischer Elemente Verwendung finden.

Ich möchte hier die Vermutung aussprechen, daß vielleicht zahlreiche Synthesen nicht in den Zellkörpern, sondern im Elementargitter der Nervenfilze, in welches alle in den Centren vorhandenen Terminalen, Lateralen und Dendriten auslaufen, sich abspielen. Die Annahme erscheint ja durchaus nicht notwendig, daß alle Synthesen sich in den Zellen vollziehen, wenngleich hier wegen des Zusammenströmens der Dendriten eine günstige Möglichkeit dazu ge-

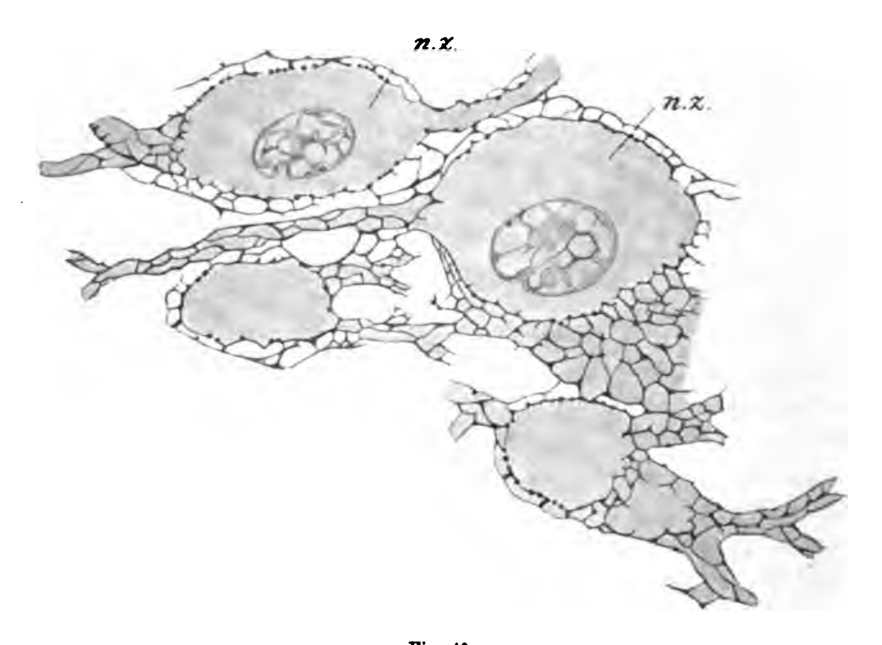


Fig. 40.
Nervenzellen und Golgi-Netz aus dem Olivenkern eines Kaninchens. n. z Nervenzellen (vier sind angeschnitten); zwischen diesen das Golgi-Netz, das in das Elementargitter des nervösen Graus (Nervenfilz) übergeht. Nach Bethe 1900.

geben ist. Der vielfache Mangel an Zellgittern muß immerhin Bedenken erregen; zur Synthese bedarf es aber unbedingt der direkten Verschmelzung der Neurofibrillen. Somit käme das Elementargitter vor allen Dingen in Betracht, da hier die verschiedenen Neurone in Zusammenhang treten. Die Fig. 40 nach Bethe, welche Teile des unmittelbar an die Nervenzellen der grauen Substanz anstoßenden Elementargitters (sogenannte Golginetze) darstellt, gibt ein deutliches Bild der Gitterstruktur.

Es kann sein, daß die zur Synthese befähigten Ergatiden, die den Neurofibrillen angehören, sich von den übrigen Leitergatiden

einigermaßen unterscheiden; doch erscheint mir eine solche Annahme nicht direkt notwendig. Die günstige Lage dürfte allein den Effekt bedingen. Jedenfalls sind aber außer den Leitergatiden auch die Reizergatiden der Centralkörner zur Synthese befähigt, da ihnen ja auch von verschiedenen Seiten her differente Reize zugeführt werden. Die Sinnesergatiden dürften kaum in die Lage kommen, mehrere Reize auf einmal perzipieren zu müssen; daß sie das Vermögen dazu besitzen, kann gleichwohl nicht bestritten werden.

Die Reizsynthese ist zweifellos eine der wichtigsten Funktionen der Nervenzellen. Sie addiert sich zu den bereits besprochenen Funktionen der Reizleitung und Reizspeicherung hinzu. Alle diese Funktionen sind mit vorübergehender, beziehungsweise dauernder Abänderung des Chemismus verbunden, erfordern also reiche Energiezufuhr, die auch durch den lebhaften Stoffwechsel der Nervenzellen garantiert erscheint. Über den Stoffwechsel haben besonders VERWORN und seine Schüler zahlreiche Versuche angestellt. Es zeigte sich dabei, daß ein während Strychninvergiftung vielfach gereizter Frosch die Erregbarkeit seiner nervösen Substanz sowohl verliert, wenn man ihm den Sauerstoff, als auch wenn man ihm die Nährstoffe entzieht. Isolierte Nerven werden in einem reinen Stickstoffmedium unerregbar (H. v. BAEYER). Dauert die Entziehung des Sauerstoffs und der Nährstoffe bei maximaler Reizung lange, so erlischt die Lebensfähigkeit vollständig, während bei kürzerer Entziehungsdauer erneute Zufuhr der genannten Stoffe zur Erholung führt. Wir ersehen daraus, daß die nervöse Substanz für ihre Funktionsleistung der Energiezufuhr bedarf, die sie durch Verbrennung von Nährstoffen, zweifellos unter Beihilfe von Oxydasen, die von SPITZER (siehe Kap. 6) u. a. auch hier nachgewiesen wurden, gewinnt. Daß aus den Befunden notwendigerweise, wie v. BAEYER meint, auf Reservedepots sowohl von Nährstoffen wie von Sauerstoff in den Nervenzellen geschlossen werden müsse, möchte ich nicht zugestehen. Das Sark der Nervenzellen und vor allem der Axone ist so reich an nährstoffhaltiger Lymphe, daß bei dem zweifellos nur geringen Energieverbrauch, wie ihn auch anhaltende Reizleitung erfordert, die v. BAEYER gefundene Frist von sieben bis neun Stunden, nach welcher völlige Erschöpfung eintrat, auch bei Mangel fester Reservematerialien erklärbar wird.

Literatur zu B—D.

1896. **Apáthy, S.**, Über das leitende Element des Nervensystems und seine Lagebeziehungen zu den Zellen bei Wirbeltieren und Wirbellosen, in: Congrès Internation. Z. 3. Sess.

1897. **Apáthy, S.**, Das leitende Element des Nervensystems etc. Mitteilung I. in: Mitteil. Z. Station Neapel, Bd. 12.

1899. **Apáthy, S.**, Über Neurofibrillen und über ihre nervös leitende Natur, in: Proc. 4. Internat. Kongreß Z.

1902. **Baeyer, H. v.**, Zur Kenntnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren, in: Zeit. allg. Phys. Bd. 1.

1902. **Baeyer, H. v.**, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. in: Zeit. allg. Phys. Bd. 2.

1897 und 1898. **Bethe, A.**, Das Nervensystem von *Carcinus maenas etc.* I. und II. in: Arch. micr. Anat. Bd. 50 und 51.

1898. **Bethe, A.**, Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung, in: Biol. Centralbl. Bd. 18.

1898. **Bethe, A.**, Über die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbeltieren, in Morph. Arb. Schwalbe. Bd. 8.

1900. **Bethe, A.**, Über die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbeltieren und ihre Beziehungen zu den Golgi-Netzen, in: Arch. micr. Anat. Bd. 55.

1876 und 1877. **Boll, —**, in: Monatsber. Berl. Akad.; auch in: Arch. Phys. Pflüger. 1877 und 1881.

1901. **Embden, G.**, Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut, in: Arch. micr. Anat. Bd. 57.

1891. **Engelmann, T. W.**, in: Festschrift Helmholtz. Hamburg und Leipzig.

1898. **Golgi, C.**, in: Boll. Soc. Med. Chirurg. Pavia.

1894. **Heidenhain, M.**, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma, in: Arch. micr. Anat. Bd. 43.

1878. **Hering, E.**, Zur Lehre vom Lichtsinn. Wien. Auch in: Arch. Phys. Pflüger Bd. 43.

1899. **Hering, E.**, Zur Theorie der Nerventätigkeit, Leipzig.

1892. **Hodge, C. F.**, A microscopical Study of changes due to functional activity in Nerve cells, in: Journ. Morph. V. 7.

1902. **Holmgren, E.**, Einige Worte über das „Trophospongium" verschiedener Zellarten, in: Anat. Anz. Bd. 20.

1899. **Kassowitz, M.**, Allgemeine Biologie. Bd. 1. Wien.

Kühne, —, in: Untersuch. Phys. Inst. Heidelberg I. II. auch in: **Hermanns** Handbuch d. Phys. (Chemie der Netzhaut).

1895. **Lugaro, —**, Sulle modificazioni delle cellule nervose nei diversi stati funzionali, in: Lo Sperim. giorn. med. An. 49. sez. Biol. F. 2.

1894. **Mann, G.**, Histological changes induced in sympathetic motor and sensory nerve cells by functional activity, in: Journ. Anat. Phys.

1899. **Meyer, S.**, Über centrale Neuritenendigungen, in: Arch. micr. Anat. Bd. 54.

1899. **Mönckeberg, G., & Bethe, A.**, Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern der Wirbeltiere unter hauptsächlicher Berücksichtigung des Verhaltens der Primitivfibrillen, in: Arch. micr. Anat. Bd. 54.

1901. **Mühlmann, M.**, Weitere Untersuchungen über die Veränderungen der Nervenzellen in verschiedenem Alter, in: Arch. micr. Anat. Bd. 58.

1833—1840. **Müller, J.**, Handbuch der Physiologie des Menschen. Koblenz.

Nissl, F., Über die sogenannten Granula der Nervenzellen, in: Neurol. Centralbl. Nr. 19 bis 23.

1903. **Nissl, F.**, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Jena.
1889. **Pflüger, E.**, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Bonn.
1902. **Pizon, A.**, Rôle du pigment dans le phénomène de la vision, in: Verh. 5. Internat. Kongr. Z. Berlin.
1893. **Schneider, K. C.**, Einige histologische Befunde an Cölenteraten, in: Jen. Zeit. Bd. 27.
1902. **Schneider, K. C.**, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1903. **Verworn, M.**, Die Biogenhypothese. Jena.
1893. **Wundt, W.**, Grundzüge der physiologischen Psychologie. Leipzig.

---

11. Kapitel.

Das Psychische.

A. Zusammenfassung.

Wir stehen nun vor der Zusammenfassung und abschließenden Verwertung der in den früheren Kapiteln mitgeteilten Befunde. Die Zusammenfassung ergibt folgende Resultate.

Die lebende Substanz besteht aus Plasmakörnern*) sehr verschiedener Art [Plastidule MAGGI (68), Granula oder Bioblasten ALTMANN (90), niederste Zoa ich (91), Plasome WIESNER (92), Chondren ich (02)], die selbst wieder aus lebenden Elementarbestandteilen (Biomolekülen) aufgebaut sind.

Die Biomoleküle sind die eigentlichen Funktionsträger der Organismen; es gibt unzählige verschiedene Arten derselben mit differenter Funktion.

Der Bau der Biomoleküle ist unbekannt. Doch läßt sich ein Schema desselben entwerfen, nach welchem jedem Molekül eine haptophore, eine Arbeits- und eine auxophore (Hilfs-) Gruppe zukommt.

Die haptophoren Gruppen binden tote oder lebende Substrate an sich auf Grund chemischer Verwandtschaft zu diesen. Sie können ganz fehlen (Reizkörner). Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die gesteigerte Fähigkeit der Reizperzeption, die für die Moleküle der Reizkörner charakteristisch ist, ganz aber keinem Biomolekül abgeht, durch die eigenartige Umbildung der haptophoren Gruppe bedingt sein dürfte, so daß man auch ihnen eine solche in der besonderen Form einer Perzeptionsgruppe zusprechen darf. Die haptophoren Gruppen sind ganz allgemein von erstaunlicher Mannigfaltigkeit, worauf in erster Linie die Spezifität der Fermentationen und Synthesen beruht.

Die Arbeitsgruppen vermitteln die Einwirkung des Moleküls auf das Substrat. Sie können ganz fehlen, so z. B. bei den hämoglobinhaltigen Molekülen der roten Blutzellen. Den Molekülen der Reizkörner kommen sie nur in sehr veränderter Form, wie es auch für die

*) Auch von SCHLATER (99) wird ein solcher struktureller Bau der Zelle energisch vertreten, allein nur auf Grund allgemeiner Erwägungen, unter Berücksichtigung der Literatur, nicht auf Grund eigener Beobachtungen.

haptophoren Gruppen angegeben wurde, zu; sie begünstigen hier die Abgabe des Funktionsreizes. Ihre Beschaffenheit ist im allgemeinen eine wenig mannigfaltige. Zwei Haupttypen sind zu unterscheiden: fermentative (spaltende) und desophore (bindende) Gruppen; die oxydativen Moleküle besitzen Gruppen von vermittelndem Verhalten.

Die Hilfs- (auxophoren) Gruppen unterstützen die Funktion der Arbeitsgruppen durch Absorption von optischer oder thermischer Energie und Umwandlung derselben in chemische (?) Energie, welche auf das Substrat einwirkt, nachdem ihr von den Arbeitsgruppen entsprechend vorgearbeitet wurde. Ob die Hilfsgruppen gelegentlich ganz fehlen, bleibt fraglich; jedenfalls erscheinen sie bei den Fermentationen entbehrlich. Ihre Mannigfaltigkeit ist wohl nur gering; optische Energie wird bei den reduzierenden Farbkörnern der Pflanzen zur Reduktion der Kohlensäure verwertet.

Alle Moleküle sind zunächst Assimilatoren und als solche zur Synthese neuer Biomoleküle aus Nährstoffen (Assimilation) befähigt. Sie machen später auf Reiz hin eine Reifung durch, die sie an bestimmte andere Funktionsleistungen (Fermentation, Atmung, Synthese, Reizleitung, Reizspeicherung) anpaßt. Sie sind darauf als Ergatiden zu bezeichnen. Besonders bemerkenswert sind die reizleitenden Ergatiden, da der perzipierte Reiz einerseits eine vorübergehende Änderung des Chemismus (genaue Abstimmung desselben auf den Reiz), anderseits Reizung anderer Ergatiden zur Folge hat.

Bei der Reifung der Assimilatoren zu Ergatiden kommt in erster Linie die Anpassung der haptophoren Gruppen an bestimmte Substrate in Betracht. Über die Art der Abänderungen an den Arbeits- und Hilfsgruppen läßt sich nichts Bestimmtes aussagen; auf Anpassungen der Arbeitsgruppen in geringem Maßstabe läßt sich aus den Befunden der Immunitätslehre schließen (siehe Kap. 5).

Die Biomoleküle zersetzen sich nicht bei ihrer Funktion. Die Bindung des Substrats an die haptophore Gruppe, welche als Reiz wirkt, oder die direkte Perzeption eines Reizes, lösen im Molekül einen Erregungszustand aus, der durch die Arbeitsgruppe wieder nach außen, d. h. auf das Substrat oder auf andere Moleküle, als Funktionsreiz wirkt und in den meisten Fällen eine Unterstützung durch die Hilfsgruppe erfährt.

Der Erregungszustand ist kein chemischer oder physikalischer Vorgang. Wäre das eine oder andere der Fall, so müßte mit ihm die Zersetzung oder schädigende Veränderung des Moleküls verbunden sein, welche jedoch sicher nicht, außer bei zu starker Reizung oder durch andere gewaltsame Eingriffe (Giftwirkung, Temperaturerhöhung) veranlaßt, eintritt.

Der Erregungszustand ist kein katalytischer Vorgang. Wäre er ein solcher, so bliebe die Ausbildung so unendlich zahlreicher spezifischer haptophorer Gruppen für die verschiedensten Substratarten, also die Spezifität der Funktionsleistung der Moleküle, vollkommen unverständlich. Als katalytische Wirkung kann man nur die Funktionsleistung der Hilfsgruppen bezeichnen.

Der Erregungszustand ist ein Vorgang ganz besonderer Art, der als Äußerung einer vitalen Energie*) aufgefaßt werden muß. Er ist bei allen Vorgängen, die sich an der lebenden Substanz abspielen, festzustellen oder notwendigerweise anzunehmen; die im Reiz dem Biomolekül zuströmende Energie wandelt sich in den Erregungszustand, der vielleicht in eigenartigen Schwingungszuständen der Atome besteht, um und strömt bei der Reaktion wieder nach außen ab. Es bleibt dabei das Gesetz der Erhaltung der Energie gewahrt.

Die hauptsächliche Bedeutung des Erregungszustandes ist in folgenden zwei Momenten zu suchen. Er ermöglicht die Abänderung des Molekülchemismus, falls dieser noch nicht streng spezialisiert ist, bei Einwirkung neuer Reize, wodurch sich der Chemismus den Reizen anpaßt. Ferner ermöglicht er Beziehungen aller Moleküle zueinander und stellt daher die conditio sine qua non zweckmäßigen Geschehens vor, welches sich durch Anpassung einzelner oder vieler Teile des Organismus an einen neuen Reiz in Abhängigkeit von allen übrigen Teilen ergibt.

B. Bewußtsein (Empfindung, Gefühl, Wille).

Der Erregungszustand, also die Äußerung vitaler Energie, ist nicht nur negativ durch ihre Unvergleichbarkeit mit den Äußerungen der bekannten Energieformen charakterisiert, sondern trägt auch einen positiven Charakterzug an sich, da sie mit Empfindung verknüpft ist. Die vitalen Energieäußerungen sind psychische Phänomene. Daß dem so ist, läßt sich ohne Schwierigkeit feststellen. Entsprechend den im letzten Kapitel mitgeteilten Befunden kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Empfindung bereits im Sinnesorgan und nicht erst in den Nervencentren zu stande kommt. Denn in den Centren wären es auch nur die Neurofibrillen, die als Sitz des Empfindungsvermögens angesprochen werden könnten; Neurofibrillen kommen aber auch in den Nerven und Sinnesorganen vor

*) Auch OSTWALD nimmt im Organismus eine besondere Energieart wirkend an, die allerdings nur an das Nervensystem gebunden sein soll und deshalb geistige oder Nervenenergie genannt wird. Das Bewußtsein wird als Eigenschaft einer besonderen Art der Nervenenergie, nämlich der an das Centralorgan (Gehirn) gebundenen, betrachtet (über Bewußtsein siehe das Folgende).

und sind überall von prinzipiell der gleichen Beschaffenheit. Wenn sie also an einer Stelle nachweislich empfinden können, so muß ihnen dies Vermögen überall zukommen. Die Nervencentren dienen nur der Speicherung und Synthese der Empfindungen, welch letztere die einfachsten psychischen Elemente repräsentieren. Nur die Qualität des Psychischen ist verschieden, psychische Vorgänge spielen sich aber überall in der Nervensubstanz ab. Das folgt auch schon daraus, daß die Sinneszellen die Urformen der Nervenzellen sind, die sich phylogenetisch von ihnen ableiten und vielfach auch morphologisch noch die größte Ähnlichkeit mit ihnen zeigen.

Man verlegt die Empfindung in die Großhirnhemisphären, weil nur hier der Sitz unseres Bewußtseins ist; Empfindungen sind aber Bewußtseinsinhalte (siehe unten). Indessen müßte doch auch irgend ein beliebiger morphologischer Anhaltspunkt gegeben sein, aus dem entnommen werden könnte, daß im Nervencentrum zu den Vorgängen in den Nervenfasern etwas Neues hinzukommt. Für die Reizspeicherung und für die Synthese der Erregungen (siehe unten) gibt es hier besondere morphologische Substrate, die aber auch nicht auf die Großhirnrinde beschränkt sind; für die einfache Reizperzeption, die sich als Empfindung darstellt, jedoch nicht. Wenn somit dem morphologischen Befund, wie nötig, überhaupt Bedeutung für die Erkenntnis der vitalen Vorgänge zugesprochen wird, so folgt, daß die heutigen Anschauungen über die Lokalisation von Empfindung und Bewußtsein unhaltbare sind und es ist nichts als eine völlig willkürliche Behauptung, daß nur gewisse Nervenzellen empfinden sollen, andere nicht. Empfindungsvermögen wohnt jeder beliebigen nervösen Substanz inne.

Wird aber zugegeben, daß die Sinneszellen einen Reiz empfinden, so ist das gleiche auch für alle reizempfängliche, also für die gesamte lebende Substanz überhaupt anzunehmen. Die empfindenden Neurofibrillen sind nichts anderes als differenzierte Plasmafäden, denen auch das Vermögen der Reizleitung und Reizperzeption zukommt, die also empfinden müssen. Aber auch dem Chondrom kann dies Vermögen nicht bestritten werden. Erstens erwiesen sich die an die Fäden gebundenen Vorgänge direkt als Fermentation und Synthese; sie entsprechen also den Vorgängen an den Elementen des Chondroms durchaus. An den Muskelfibrillen ist es ein Nervenreiz, der die Myinspaltung auslöst; bei den freien Fermenten wirkt als Reiz die Bindung des Substrats an die Ergatiden. Diese differenten Reize lösen gleichwertige Erregungszustände aus, deren Vergleich mit Nervenerregungen vor allem bei der Kohlensäurereduktion sich aufdrängte. In der Tat sind nach den Befunden dieses

Buches die Erregungszustände in allen Arten der lebenden Substanz prinzipiell übereinstimmend. Die äußeren wie die inneren Funktionsleistungen, d. h. die Fermentationen, Synthesen, Assimilationen und Reizungen einerseits, sowie die Reifungen der Biomoleküle anderseits, sind alle bedingt durch Erregungszustände, deren Wesen weder chemischer noch physikalischer Natur ist. Sie werden hervorgerufen bald durch Nervenreize, bald durch Einflußnahme der Substrate bei deren Bindung an die haptophoren Gruppen. — Wir finden zweitens die Reifungserscheinungen durch sehr verschiedene Reize, die entweder von den sensiblen Centren der Zellen, oder vom Nervensystem ausgehen oder auch durch die Bindung an die Substrate bedingt sind, eingeleitet. Das letztere Moment ist besonders interessant. Es wurde dargelegt (Kap. 5), daß die Inkubationsfrist bei Toxinvergiftung nur durch Anpassung der toxophoren Gruppe an das Substrat (Plasma) erklärt werden kann; diese Anpassung muß als Reifung bezeichnet werden, die von einem Erregungszustand ausgelöst ist. Somit sehen wir wesentliche Übereinstimmung der eigentlich vitalen Vorgänge in allen Biomolekülen, und da diese Vorgänge in bestimmten Fällen erwiesenermaßen psychische, d. h. mit Empfindung verknüpft sind, so müssen unbedingt alle vitalen Vorgänge psychische sein; jeder Erregungszustand ist mit Empfindung verknüpft.

Beispiele für die Irritabilität des Plasmas anzuführen, erscheint mir überflüssig, da sie allgemein bekannt sind und zur Unterscheidung zahlreicher Taxis- und Tropismenarten geführt haben. Aus diesen Bewegungs- und Wachstumserscheinungen kann mit Sicherheit auf psychische Vorgänge in jedem Plasma geschlossen werden. Ich stimme daher durchaus WUNDT zu, wenn er in seiner physiologischen Psychologie (I., pag. 25) sagt: „Wohl aber lehrt uns die Beobachtung, daß die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Protoplasmas, ob wir nun psychische Lebensäußerungen an ihm nachweisen können oder nicht, im wesentlichen gleicher Art sind.“ „Die Annahme, daß die Anfänge des psychischen Lebens ebenso weit zurückreichen als die Anfänge des Lebens überhaupt, muß daher vom Standpunkt der Beobachtung aus als eine durchaus wahrscheinliche bezeichnet werden. Die Frage nach dem Ursprung der geistigen Entwicklung fällt so mit der Frage nach dem Ursprung des Lebens zusammen.“

In jedem Biomolekül finden wir die Geheimnisse der psychischen Vorgänge, die sich mit denen der vitalen durchaus decken, bereits beisammen. Bis jetzt wurde nur die Empfindung erwähnt, die un-

mittelbar an den Reiz geknüpft erscheint. Empfindung ist die Kenntnisnahme eines physikalisch-chemischen oder vitalen Vorganges durch das Bewußtsein. Wenn daher den Biomolekülen Empfindung zukommt, so fehlt ihnen auch das Bewußtsein nicht, welches, wie WUNDT sagt, die Bedingung aller inneren Erfahrung überhaupt ist. Die Empfindung ist das einfachste Bewußtseinselement, das in unserem hochentwickelten Eigenbewußtsein wohl überhaupt nicht isoliert vorkommt, aber die einzige Erfüllung der niedersten Bewußtseine darstellt. Die Höhe des Bewußtseins wächst durch seine Erfüllung mit zahlreichen Empfindungen, die zu Vorstellungen und abstrakten Begriffen synthetisch verschmolzen werden. Wo aber finden diese Synthesen statt? Ebenso in Biomolekülen wie die Aufnahme der Empfindungen. Ein Erregungszustand kann einer Empfindung einfachster Art, aber auch einem aus zahlreichen Empfindungen kondensierten Begriffe entsprechen; es kommt nur auf den Chemismus des Moleküls (Zugehörigkeit zu Nervenzellen) und seine Lagebeziehungen an. So enorm groß die Nervenmasse unseres Hirns ist, so hat doch diese Größe direkt nichts mit der Bewußtseinshöhe zu tun, sondern nur indirekt, insofern sie die Anhäufung zahlreicher niederer Bewußtseinselemente und somit überhaupt erst die Synthese der höheren ermöglicht. Aber die Synthese selbst, und sei sie noch so kompliziert, ist gewissermaßen unräumlich, d. h. nicht an eine Summe von Biomolekülen, sondern an ein einziges Molekül, dem gerade die betreffenden Unterelemente als Perzeptionsreize zuströmen, gebunden. Ist hier die Synthese vollzogen, so wird das neue Bewußtseinselement als Funktionsreiz weitergegeben und durchläuft die entsprechenden Bahnen.

Diese Überlegungen können als zweiter Beweis für das Gebundensein der Empfindung an alle vitalen Vorgänge gelten. Der erste ergab sich aus der prinzipiellen Übereinstimmung aller Vorgänge an den Biomolekülen. Zwischen der nervösen Substanz der Großhirnrinde und dem Plasma jeder beliebigen nicht nervösen Zelle gibt es keine wesentlichen generellen Unterschiede, sondern nur individuelle, d. h. solche, wie sie durch Arbeitsteilung an primär gleichartigen Personen zu erzielen sind. Dieser rein empirischen Beweisführung stellt sich eine zweite mehr spekulative zur Seite, welche dartut, daß auch der komplizierteste Bewußtseinsvorgang nur in einem einzelnen Molekül sich abspielen kann. Die gleichzeitige Erregung vieler Moleküle, z. B. bei einem Sehakt, vermag nur dann ein einheitliches Bild zu ergeben, wenn alle Erregungen in eine verfließen. Das ist aber nur durch stufen-

weise Synthese der gleichzeitig perzipierten Empfindungen möglich, die zuletzt zur Kondensation aller Einzelempfindungen im Erregungszustand eines einzigen Moleküls führt. Wenn nun ein einzelnes Molekül gewissermaßen die ganze Quintessenz des psychischen Lebens eines Organismus umfassen kann, so wird es wohl nicht zu gewagt erscheinen, jeden beliebigen Erregungszustand sich als von Empfindung begleitet vorzustellen.

Es wurde oben der Ausdruck Eigenbewußtsein gebraucht. Seine Anwendung entspringt der Tatsache, daß von den Reizen, welche unseren Organismus treffen, uns nur ein Teil bewußt wird. Demnach erscheinen, wie es ja auch in der üblichen Anschauungsweise zum Ausdruck kommt, alle übrigen Erregungszustände als uns unbewußte psychische Vorgänge. Da nun eben dargetan ward, daß alle Erregungszustände bewußte, von Empfindung begleitete Vorgänge sind, so liegt hier ein Widerspruch vor, der indessen nur ein scheinbarer ist und weiter unten zur Lösung kommen wird.

Bevor auf die erwähnte Frage eingegangen werden kann, muß der Komplex psychischer Vorgänge, der einem Erregungszustand entspricht, also einen einheitlichen Bewußtseinsinhalt bildet, weiter analysiert werden. Die Empfindungen, Vorstellungen und Begriffe stellen nur die eine Hälfte jedes psychischen Vorganges vor; sie erscheinen, wie bereits bemerkt, aufs engste gebunden an die Reizung des Moleküls durch einen äußeren Anstoß. Man kann sie auch als die rezeptorische Hälfte jedes Bewußtseinsinhaltes bezeichnen. Zu dieser gesellt sich aber in allen Fällen noch eine effektorische Hälfte, die sich als Willensregung darstellt. Sie fällt mit der Funktionsleistung des Moleküls zusammen. Auf jede Empfindung (Vorstellung etc.) folgt eine Willensäußerung von ganz bestimmtem, durch die Empfindung (etc.) bedingtem Charakter. Es besteht Kausalität zwischen Empfindung und Willensregung, ebenso wie zwischen Reiz und Empfindung. Die Empfindung repräsentiert (in ihrer Beziehung zum Gefühl, siehe unten) das Motiv der Willensregung; sie stellt das prius jedes psychischen Vorganges vor, während die Willensregung das posterius bildet. Unbewußte Willensregungen gibt es so wenig als unbewußte Empfindungen. In dieser Hinsicht stimme ich ebenfalls mit Wundt überein, der in seinem System der Philosophie p. 591 sagt, daß der empirische Wille bewußte Tätigkeit ist, die von Vorstellungen als ihren Motiven getragen wird; ferner in seiner physiologischen Psychologie II, p. 564: „Somit ist der Wille eine Bewußtseinstatsache und uns nur als solche bekannt"; „ein Bewußtsein ist für uns gar nicht denkbar ohne innere Willenstätigkeit."

Zwischen der rezeptorischen und effektorischen Hälfte jedes Bewußtseins existiert ein Bindeglied, das sich als Gefühlston der Empfindung darstellt. Aus der Intensität des Reizes, sowie aus der Qualität des betreffenden Moleküls, ergibt sich nur Intensität und Qualität der Empfindung; der Gefühlston tritt als etwas völlig selbständiges hinzu und wird zunächst nur aus der Beziehung der Empfindung zum Willen verständlich. TH. ZIEGLER nennt ihn direkt und mit Recht den Ausgangs- und Centralpunkt des ganzen Seelenlebens (siehe vor allem Kap. 12 *B*). Mann kann, ohne erschöpfend zu sein, sagen: das Gefühl ist Maßstab des Anpassungsvermögens der Moleküle an die Reize. Eine Farbe gefällt oder mißfällt, ein Ton bereitet Genuß oder peinigt uns, ein Nährstoff schmeckt oder schmeckt nicht, ein Duftstoff riecht angenehm oder ekelhaft, ein Druck erregt Wollust oder Schmerz — deshalb, weil der Chemismus der gereizten Moleküle sich entweder leicht und vollständig oder nur mit Mühe und unvollkommen dem Reize anzupassen vermag, also der jeweilig herrschende Erregungszustand, dessen Wirkung sich als Willensäußerung darstellt, unmittelbar von Erfolg oder Mißerfolg in Hinsicht auf die erforderliche Abänderung des Chemismus begleitet ist. Tätigkeit geht Hand in Hand mit einem Lustgefühl, wenn der Organismus der Tätigkeit angepaßt ist, also die Moleküle ausführen, was ihnen nach ihrer speziellen Veranlagung keine Schwierigkeiten bereitet. Einübung einer neuen Tätigkeit, Anpassung an fremde Verhältnisse, erregt dagegen leicht Unlustgefühle, wenn Reifungen von Molekülen nötig werden, die minder leicht zu stande kommen. Anders bei Reifungen, die sich in der Ontogenese oder auch später unabhängig von äußeren Zwangseinflüssen, auf Grund der bereits im Keim vorhandenen Anlagen, also in selbstverständlicher Evolution ergeben und neue Mengen oder gar neue Arten von Ergatiden in den Organismus einführen, deren Anwesenheit als Betätigungsreiz wirkt. Wir sahen im letzten Kapitel, daß die sensiblen Centren der Zellen für strukturelle Differenzen des Plasmas empfindlich sind; die Anlagen (Plastidmengen) wirken als Reize, aber dasselbe gilt auch für die entwickelten Ergatidmengen. Die Fähigkeit, eine Funktion ausüben zu können, löst die Funktion aus.

Es sei hier eine Bemerkung eingeflochten. Aus dem Gesagten erklären sich ohne weiteres die tierischen Spiele. Die SCHILLER-SPENCERsche Anschauung, daß als Ursache der Spiele ein vorhandener Kraftüberschuß anzusehen sei, ist unhaltbar, wie schon GROOS dargetan hat; denn dann müßten wohlgenährte Tiere und Menschen besondere Neigung zum Spiel haben, da ein Kraftüberschuß nur in

den vorhandenen Energiereservoiren gesucht werden kann. Aber die Leidenschaft zum Spiel ist eine allgemeine und kommt auch bei Unterernährung zur Geltung. Doch auch der Groosschen Erklärung, daß der Spieltrieb einem Zwecke dient, insofern er die Vorübung und Einübung der Instinkte vermittelt, kann ich nicht beistimmen. Meiner Ansicht nach ist der Spieltrieb allein durch Reize bedingt, die in der Ergatidreifung ihren Ursprung haben; einen Zweck tragen wir erst sekundär in das Spiel hinein. Wir spielen aus Bedürfnis, weil unser Können zur Betätigung drängt; Fähigkeiten, die auf andere Weise, in unserer normalen Beschäftigung, nicht befriedigt werden, wirken als latente Reize und können zwar lange oder auch dauernd unterdrückt werden, beeinflussen aber immer in etwas, oft sogar sehr stark, die Grundstimmung des Organismus. Es verstimmt uns, wenn wir gewisse Talente auf Grund veränderter Lebensweise verkümmern lassen müssen, und ein ungeheures Lustgefühl überkommt uns, wenn wir eine lange nicht ausgeübte Tätigkeit, die wir beherrschen, wieder aufnehmen können. Wer dagegen ein Spiel professionsmäßig betreibt, verliert die Lust am Spielen. Daraus, daß uns die Hingabe an eine Fähigkeit so großes Vergnügen bereitet, können wir schließen, daß es bei anderen Organismen ebenso ist. Einem Pferd macht es Vergnügen zu laufen, einem Vogel zu fliegen und zu singen, einer Pflanze zu blühen und zu duften.

Das echte Spiel ist völlig zwecklos, uninteressiert. Der Gedanke des Wettbewerbes, Hoffnung auf Sieg, Machtäußerungsbedürfnis haften dem Spiel als solchem nicht an, sondern leiten sich sekundär aus der Ungleichheit der Spielenden in der Veranlagung ab, was ebenso für ernste zweckvolle Tätigkeit gilt. Daß wir nur wirken sollen, um obzusiegen und um zu herrschen, ist meiner Ansicht nach eine ganz verfehlte Hypothese, die sich nur auf Beobachtung von Zuständen stützt, die eine Verfälschung unseres Wollens bedingen. Wir sind tätig, um uns auszuleben, um unsere Fähigkeiten zu erschöpfen; die Richtung, in welcher unsere Tätigkeit sich bewegt, wird primär durch unsere spezielle Veranlagung, sekundär durch äußere Umstände bedingt. Daß Wettstreit sich einmischt, hängt mit dem Wunsche, das ganze Maß unseres Könnens kennen zu lernen, zusammen; die Aussicht auf den Sieg ist mehr nebensächlich. Ein echter Künstler denkt beim Schaffen ganz und gar nicht an die künftige Bewunderung seines Werkes; von dem wunderbaren Lustgefühl, das der vollkommen interesselosen Höchstanspannung des Könnens entspringt, scheinen eben die meisten Menschen gar keine Ahnung zu haben. Wenn Groos sagt: „Was ist vornehmer, königlicher als Herrschen? Herrschaft über die Geister ist Zweck der höchsten

Künstlertätigkeit und ohne den Drang nach dieser Herrschaft entsteht kein künstlerischer Genius," so ist das einfach falsch und entspricht überdies einer äußerst kleinlichen Anschauungsweise. Geradezu naiv ist aber die gegen MILL gerichtete Bemerkung, daß ein Dichter überhaupt nicht dichten würde, wenn es keinen Hörer gäbe. An welche sogenannte Dichter mag GROOS da gedacht haben?

Um wieder auf unser Thema, von dem mit Berücksichtigung der Spiele etwas abgewichen wurde, zurückzukommen, sei zunächst auf den häufigen Fall hingewiesen, daß uns ein und derselbe Anblick, auf Grund veränderter Stimmung, das eine Mal gefällt, das andere Mal mißfällt. Das erklärt sich leicht durch die berechtigte Annahme, daß der Chemismus unserer Moleküle zu verschiedenen Zeiten ein verschiedener sein kann, da ihm nicht bloß äußere sondern auch innere Reize zuströmen, durch welch letztere eine abweichende Grundstimmung im ganzen Organismus ausgelöst werden kann. Seelische Depression und physische Krankheiten wirken auf den ganzen Körper als innere Reize und verändern für die Zeit ihrer Wirkung den ursprünglichen Charakter sämtlicher oder vieler Molekülchemismen. Besonders deutlich tritt Abänderung des mit einer Vorstellung verbundenen Gefühls hervor, wenn die betreffende Vorstellung Erinnerungen auslöst, die uns verstimmen. Dem Vorstellungsreiz gesellt sich dann der Erinnerungsreiz zu und es ergibt sich derart eine völlig abweichende Einwirkung auf die Molekülchemismen, die dem Umschlag der Stimmung entspricht.

Alle Gefühle erscheinen auf den ersten Blick hin nur als Modifikationen des Lust- und Unlustgefühls der Biomoleküle und werden in der Regel auch derart gedeutet. Nur Th. ZIEGLER würdigt einigermaßen die qualitativen Eigenheiten der verschiedenen Gefühle, ohne ihnen jedoch im entferntesten gerecht zu werden. In der Individualisierung der Gefühle liegt meiner Ansicht nach eine Hauptaufgabe der Psychologie, was man nach Lektüre des Kapitels 12 besser zu würdigen wissen wird. Doch erklärt sich die Neigung, eine qualitative Seite der Gefühle in Abrede zu stellen, sehr einfach aus angeborener Unfähigkeit zu starkem Fühlen, denn das eigenartige Wesen eines bestimmten Gefühls geht nur dem auf, der sich ihm ganz hinzugeben vermag, wofür als Voraussetzung eine gesteigerte Abänderungsfähigkeit des Chemismus der Biomoleküle gelten muß. Bei schwachem Abänderungsvermögen kann es in der Tat vorwiegend nur Lust und Unlust, welche die Beziehung des Reizes zum Willen darstellen, geben; bei starkem Vermögen verlieren dagegen Lust und Unlust ihre Bedeutung und wir werden von der Eigenart des Gefühls beherrscht; so sind wir oft nicht im stande,

von einem Anblick, der zunächst, und den meisten Menschen immer, widerwärtig erscheint, uns loszureißen, da wir in dem Angeschauten eine Schönheit ganz eigener Art finden, die uns die Unlust überwinden läßt. Wie sich das erklärt, ergibt sich aus Kap. 12 *B*. Hier möchte ich nur noch auf folgendes hinweisen.

Man sagt, ein Gefühl stumpft sich bei längerer Dauer der Perzeption, welche es hervorrief, ab und wir werden mit der Zeit eines Anblicks, Drucks, Geschmacks, Tons oder Geruchs überdrüssig, beziehentlich werden sie uns gleichgiltig. Diese Ansicht ist in Hinsicht auf ein wenig tiefes Gefühlsvermögen zweifellos richtig, da der beim Eindruck sich abändernde Chemismus wieder zum Ausgangszustand zurückzukehren strebt; wird doch die Abänderung nur durch Energiezufuhr unterhalten und bei stärkerer Inanspruchnahme der lokal vorhandenen Vorräte tritt bald Erschöpfung derselben ein, woraus sich Abstumpfung gegen den Eindruck ohne weiteres erklärt. Anders liegen die Verhältnisse bei bedeutendem Abänderungsvermögen des Chemismus, dessen Abänderungen, eben wegen ihrer weiten Entfernung vom Normalzustand, geneigt sind einen bleibenden Charakter anzunehmen, so daß ein längeres als momentanes Verharren im Gefühl möglich wird. In diesem Falle bewahrt der Eindruck seine Bedeutung für uns oder diese steigert sich sogar bei längerer Hingabe; wir können uns an einem beliebigen Gegenstand gar nicht satt sehen, sei dieser nun ein primär angenehmer oder unangenehmer. Von einer Abstumpfung ist dann nicht die Rede. Indem Gefühle uns derart ganz zu beherrschen vermögen, offenbaren sie am klarsten ihre eminente Bedeutung für den Organismus, besonders da die Chemismusänderungen gewisser Nervenmoleküle auch als Reize für Abänderung anderer wirken. Man kann in dieser Hinsicht die Gefühle direkt mit Giften*) vergleichen, die den Chemismus der Moleküle ab-

*) Der Vergleich der Giftwirkung mit der der Gefühle kann für das Verständnis der ersteren nur nützlich sein. Man ist sich über die Art, wie ein Gift die lebende Substanz beeinflußt, noch durchaus nicht im klaren, was ja nicht wundernehmen kann, da bis jetzt die lebende Substanz selbst verschieden beurteilt, von Driesch sogar in Abrede gestellt wird. Ich möchte die Ansicht vertreten, daß ein Gift, für welches Biomoleküle überhaupt zugänglich sind, sich an die Moleküle bindet und deren Chemismus abändert. Da eine Giftbindung als Reiz wirkt, werden sich Erregungszustände ergeben, deren Wirkung auf Abstoßung des Giftes und Herstellung des normalen Chemismus hinarbeitet. Die normale Funktion des Moleküls kommt inzwischen natürlich nicht zur Geltung, wie wir an narkotisierter und vergifteter lebender Substanz, z. B. an Chlorophyllkörnern, Nervenzellen, Fermenten, kurz ganz allgemein am Plasma beobachten. Kann die Giftwirkung überwunden werden, so macht sich das als Erholung bemerkbar.

zuändern, ja zu zerstören, d. h. in stabile Modifikationen umzuwandeln streben. Auch die Gefühle vermögen ja bei Steigerung zu starken Affekten gelegentlich momentan tödlich zu wirken, was sich nur aus zu weitgehender Abänderung der Chemismen erklären läßt.

Die Willensregungen der Biomoleküle sind nach dem Effekt, den sie hervorbringen, d. h. nach der Funktionsleistung des Moleküls zu unterscheiden. Zwei Hauptarten von Funktionsleistungen gibt es: erstens die Beeinflussung beliebiger äußerer Substrate, zweitens die Beeinflussung des eigenen Chemismus. Diese letztere kann dauernd oder vorübergehend sein; im letzteren Falle ist sie gewöhnlich unmittelbar mit einer Einflußnahme nach außen hin verbunden. Die Beeinflussung äußerer Substrate stellt sich bei uns, soweit unser Eigenbewußtsein (siehe oben) dabei beteiligt ist, als Willenshandlung dar. Direkt oder indirekt, d. h. nach Übertragung durch zahllose andere Ergatiden, wirkt der Erregungszustand in den Muskelfibrillen auf Spaltung des Myins hin und löst derart Kontraktionen der willkürlichen Muskulatur aus, die die Willenshandlungen charakterisieren. Alle unbewußt sich vollziehenden Substratbeeinflussungen sind im Prinzip mit diesen Handlungen übereinstimmend; es sind anzuführen die mannigfaltigen Spaltungen, Reduktionen, Gärungen, Synthesen und Assimilationen, welche das vegetative Leben des Organismus kennzeichnen.

Die Beeinflussung des eigenen Chemismus stellt sich, soweit sie in unser Eigenbewußtsein fällt, als Apperzeption oder als Assoziation dar. Die Apperzeption (durch Aufmerksamkeit verstärkte Perzeption), für deren Deutung als besondere Willenstätigkeit besonders Wundt eintritt, geht gewöhnlich einer Willenshandlung voraus. Wenn uns ein unbekannter Gegenstand auffällt, fassen wir ihn zunächst scharf ins Auge und handeln erst dann; sehr oft regt der Eindruck auch zu Assoziationen an oder es hat mit der Apperzeption überhaupt sein Bewenden. Die Apperzeption dient der Speicherung eines Eindruckes, also der Bereicherung unserer Psyche (Herbart). Sie stellt sich somit als Reifung der Reizspeicherkörner, als dauernde Veränderung des Chemismus im apperzipierenden Ergatiden dar. — Von vielen Physiologen (z. B. Ziehen) wird die Apperzeption als besonderes Vermögen bestritten und als passive Assoziationserscheinung aufgefaßt. In der Tat kann auch entsprechend den hier vertretenen Anschauungen die Aufmerksamkeit nicht etwa als ein eigenartiges Hilfsvermögen, die Empfänglichkeit der Ergatiden für einen Eindruck zu verstärken,

gedeutet werden. Nach WUNDT soll der Eindruck, der beim einfachen Bewußtwerden „perzipiert" wird, von der Aufmerksamkeit zur Verstärkung seiner Wirkung „apperzipiert" werden.*) Eine solche Unterscheidung der Aufmerksamkeit vom gewöhnlichen Bewußtsein muß ich gleichfalls entschieden ablehnen. Als Apperzeptionsvorgang ist nur die Speicherung des Eindruckes in der oben geschilderten Weise zu verstehen; Eindrücke haften in uns als Erinnerungsbilder fest, wenn sie mit Aufmerksamkeit perzipiert, d. h. in besonderen Ergatiden abgelagert werden. Die unbestreitbare Tatsache der Apperzeption bildet eine empirische Bestätigung der hier aufgestellten Hypothese über die Entstehung von Erinnerungsbildern.

Ganz zurückweisen muß ich die GROOSsche Ansicht, daß Aufmerksamkeit die Erwartung eines Eindruckes sei; sie ist nichts anderes als Hingabe an einen Eindruck. Wenn sich ein „Lauern" damit verknüpft, so ist dies entweder Ursache oder Folge der Apperzeption, hat aber mit dem Aufmerken nichts zu tun. Wenn ein Kind in der Schule aufmerkt, etwa auf ein Rechenexempel, das der Lehrer an die Wandtafel schreibt, so wird es dabei nicht notwendigerweise von der Erwartung der Auflösung des Exempels beherrscht, sondern vom Vorgang selbst. Gerade die Art wie der Lehrer etwas anschreibt oder vorträgt, prägt sich unauslöschlich ein, weil das Kind darauf aufmerkt; das Resultat des Vortrages ist dem Kind gewöhnlich gleichgültig. Wenn jemand mit mir spricht, so lausche ich ihm gespannt, nicht weil ich wissen will worauf der Satz hinausläuft, sondern damit ich die einzelnen Glieder des Satzes zum Verständnis des ganzen gut im Gedächtnis verwahre und somit ein klares Urteil erziele. Gerade derjenige, der immer auf etwas folgendes lauert, vermag sich nicht ganz zu konzentrieren, was eben nur beim Absehen von vorausgegangenen, folgenden und gleichzeitigen Eindrücken möglich ist. Die angestrengte Aufmerksamkeit, mit welcher die Katze ein Mausloch beobachtet, nennen wir Lauern, weil wir den Zweck der Beobachtung kennen; aber der Beobachtung selbst ist jedes Zweckbewußtsein fremd, was sich auch ohne weiteres daraus

---

*) Daß dabei das Gefühl, wie vor allem TH. ZIEGLER meint, eine Rolle spielt, scheint mir nicht notwendig anzunehmen. Es ist überhaupt zu unterscheiden zwischen der apperzeptiven, d. h. Eindrücke speichernden Abänderung des Chemismus und der, welche einer Anpassung an Gefühlsqualitäten (siehe oben) entspricht. Die erstere ist dauernd und nur in Hinsicht auf den Reiz von Bedeutung; die andere ist vorübergehend und vom Reiz unabhängig, gewissermaßen eine Zugabe zu diesem. Über die Bedeutung der apperzeptiven Abänderung siehe Weiteres im Kap. 12 *C*.

ergibt, daß wir über dem Beobachten so häufig die Ursache, die uns dazu antrieb, vergessen.

Die Reifungen nicht nervöser Biomoleküle sind Vorgänge, die den Apperzeptionen direkt verglichen werden können. Das Wesentliche ist die Anpassung des gereizten Moleküls an eine neue Funktion, was sich ja auch als charakteristisch für die Reifung der Assimilatoren zu fermentativen und anderen Ergatiden feststellen ließ (Kap. 9). Ähnlich drastische Beispiele wie die Reizspeichermoleküle repräsentieren die Moleküle der Antitoxine und Antifermente; die Willensregung aller reifenden Moleküle wendet sich nicht nach außen, wird also nicht zur Handlung, sondern zur Apperzeption.

Daß die Assoziationen Willensäußerungen entsprechen, ergibt sich schon daraus, daß sie, soweit sie in unser Eigenbewußtsein fallen, mit einem Tätigkeitsgefühl, mit Anstrengung (WUNDT) verknüpft sind. Das Beobachten und Denken besteht außer aus Apperzeptionen vorwiegend aus Synthesen*) von Empfindungen, Vorstellungen und Begriffen, die sich als Verschmelzungen zweier oder mehrerer Perzeptionen in einem Erregungszustand darstellen. Man hat früher diese Verschmelzungen je nach dem Produkt auf besondere psychische Vermögen bezogen; so z. B. (SCHOPENHAUER) die Produktion der Vorstellungen aus den Empfindungen auf den Verstand — als das Vermögen die kausalen Beziehungen in der Außenwelt zu erkennen (Anschauungs- oder niederes Erkenntnisvermögen) — die Produktion der Begriffe aus den Vorstellungen auf die Urteilskraft — als das Vermögen, das Angeschaute zu zusammenfassenden abstrakten Begriffen zu kondensieren — und die Produktion der Gedanken und Schlüsse auf die Vernunft — als das Vermögen mit Abstraktionen zu operieren (höheres Erkenntnisvermögen). Diese verschiedenen Seelenvermögen, deren Wirksamkeit besonders von HERBART angefochten wurde, fallen alle unter das Assoziationsvermögen, das zwar von vielen Physiologen, ebenso wie die Apperzeption, in Abrede gestellt wird — über die Leugnung des Willens überhaupt siehe im nächsten Kapitel —, gemäß den hier vertretenen Anschauungen aber unbedingt anzunehmen ist. Auch von WUNDT werden nicht alle Assoziationen auf Willensäußerungen bezogen, sondern nur die, welche mit einem Tätigkeitsgefühl verbunden sind. Er nennt diese „apperzeptive Verbindungen“ und stellt sie als aktive Erlebnisse den eigentlichen Assoziationen als passiven Erlebnissen, die sich

---

*) Wie die Synthesen zu stande kommen, wurde im Kap. 10 *D* (Reizsynthese) besprochen.

ohne Tätigkeitsgefühl abspielen, gegenüber. Sie umfassen die höheren Stufen psychischer Prozesse (Denken, Reflexion, Phantasie- und Verstandestätigkeit), während unter die passiven Assoziationen die niederen Synthesen gehören. Indessen kann diese Unterscheidung nicht akzeptiert werden. Denn die sogenannten passiven Erlebnisse müssen als Synthesen, die nicht in unser Eigenbewußtsein fallen, nichtsdestoweniger aber doch bewußte sind und durch Willensäußerungen zu stande kommen, aufgefaßt werden.

Dagegen sind die sogenannten sukzessiven Assoziationen, die nicht Synthesen entsprechen, sondern nur zeitliche Verknüpfungen von Bewußtseinsinhalten repräsentieren, scharf von den echten Assoziationen (Verschmelzungen, Assimilationen und Komplikationen) zu unterscheiden. Sie ergeben sich aus der Ausbreitung eines Reizes über eine größere oder geringere Zahl von Nervenzellen der Hirnrinde, wobei die sogenannten Assoziationsfasern eine wichtige Rolle spielen, und sind selbst nur Vorbedingungen neuer Synthesen (echter Assoziationen), gehören demnach als Willensäußerungen prinzipiell unter die Rubrik der Handlungen, da sie Einwirkungen der Ergatiden auf Substrate vorstellen. Insofern als die Substrate hier andere Leitergatiden oder Reizspeicherergatiden sind, unterscheiden sie sich allerdings wesentlich von den eigentlichen Handlungen, bei denen tote Substrate beeinflußt werden.

Während die Assoziationen vor allem Beziehungen neuer Perzeptionen zueinander (Verschmelzungen oder Verknüpfungen) repräsentieren, wobei jedoch auch bereits gespeicherte Perzeptionen zugleich Verwendung finden, bezieht sich das Gedächtnis ausschließlich auf letztere, stellt also jene psychische Tätigkeit dar, die einzelne oder assoziativ zu Ketten aneinandergereihte Erinnerungsbilder auslöst. Sie reproduziert sie in der ursprünglich gegebenen Verknüpfung, die jedoch wohl immer mehr oder weniger durchbrochen wird, und geht daher ohne scharfe Grenze in die Phantasietätigkeit über, welche willkürlich oder unwillkürlich die Erinnerungsbilder in neuer Folge verkettet und auch zur Bildung phantastischer Vorstellungen (Phantasmen) durch von der Außenwelt unabhängige Synthese führen kann. Man spricht von aktiver Phantasie, wenn die phantastische Verknüpfung und Synthese der Erinnerungsbilder, die übrigens durch Wahrnehmungen ausgelöst werden kann, nach einem bestimmten Plan erfolgt, also einem gesteckten Zwecke dient; man nennt sie passiv, wenn wir uns dem Spiel der Vorstellungen überlassen, wobei jedoch von einer scharfen Grenze beider Tätigkeiten gegeneinander nicht die Rede sein kann, vielmehr die eine immer in die andere eingreift. Die

passive Phantasie wirkt fast ununterbrochen in uns und stellt eigentlich das Grundphänomen der assoziativen Molekültätigkeit, von dem sich alle anderen ableiten, dar.

C. Bewußt und unbewußt.

Die hier besprochenen Willensregungen sind sämtlich bewußte, da wir alle Erregungszustände, deren effektorische Hälfte die Willensäußerungen vorstellen, an Bewußtsein geknüpft finden. Eine besondere Frage ist es, ob der Wille als solcher, indem man ihn mit den physikalisch-chemischen Kräften vergleicht (SCHOPENHAUER, VON HARTMANN), ein an sich unbewußtes Wirken repräsentiert, das nur in den Organismen mit Bewußtsein vereinigt ist und dadurch zum Willen, wie man im Sprachgebrauch nur ein bewußtes Wirken nennt, gestempelt wird. Das Wirken des Biomoleküls, seine Einflußnahme auf die Substrate oder auf den eigenen Chemismus ist in der Tat den Kraftäußerungen der physikalisch-chemischen Stoffe durchaus vergleichbar. Man tut aber gut, nicht mit den genannten Philosophen diese Kraftäußerungen als unbewußten Willen zu bezeichnen, da hierdurch dem Sprachgebrauch Gewalt angetan wird; man spricht vielmehr hier besser von einem unbewußten Wirkungsvermögen, da auch die Bezeichnung Streben nicht einwandfrei ist. Auf die Beziehungen des Wirkungsvermögens zum Bewußtsein wird im letzten Kapitel an verschiedenen Stellen, vor allem unter *C*, einzugehen sein; hier interessiert uns nur die Frage, warum man selbst in den Organismen zwischen bewußten und unbewußten psychischen Vorgängen unterscheidet, da doch die Bewußtheit aller vitalen Vorgänge nicht bestritten werden kann.

Unser Organismus führt eine Menge von Handlungen aus, deren wir uns nicht direkt, sondern nur durch Beobachtung oder Überlegung bewußt werden. Es sind dies die Reflexe und automatischen Handlungen*) (VON ZIEHEN). Der scheinbare Widerspruch dieser Tatsache zum früher geführten Beweise löst sich bei Berücksichtigung aller Angaben des 10. Kapitels ohne weiteres. Wir haben zu unterscheiden zwischen unserem Eigen- oder Personbewußtsein (Samtbewußtsein E. VON HARTMANNS) und zahllosen untergeordneten Organbewußtseinen (Unterbewußtseine E. VON HARTMANNS),

*) Nach der Nomenklatur von BEER, BETHE & UEXKÜLL würde es sich um Antitypien und Antikinesen handeln. Die Antitypien spielen sich an Protozoen und Pflanzen, denen ein Nervensystem fehlt, die Antikinesen an Metazoen ab. Unter den Antikinesen entsprechen die Reflexe den immer gleichen, die Antiklisen den modifizierbaren Reizbeantwortungen; die letzteren entsprechen zum Teil den automatischen Handlungen ZIEHENS, zum Teil den bewußten Handlungen.

denen der größte Teil der in uns sich abspielenden psychischen Vorgänge untersteht. Daß Organbewußtseine existieren, kann nicht bezweifelt werden, wenn schon jedem Biomolekül ein Eigenbewußtsein zuzuschreiben ist; PFLÜGER hat z. B. von einer Rückenmarksseele gesprochen. Als Zellenbewußtsein kann das der Centralkörner aufgefaßt werden, da angenommen werden muß, daß in diesen Körnern verschiedene Empfindungen zusammenströmen und synthetisch verschmolzen werden. Das Zellbewußtsein ist reicher an Inhalt als das eines Fermentergatiden etc.; es ist aber ebenso wie dieses an ein einzelnes Ergatid — ein beliebiges der Centralkörner — geknüpft, da nur für diese die Möglichkeit der Reizsynthese existiert. In den Nervenzellen kommt es zu mannigfacher Synthese in geeignet gelegenen Ergatiden der Neurofibrillen; somit kann sich hier ein Bewußtseinsinhalt sehr verschiedener Kondensationsstufe ergeben, der die Bewußtseinsinhalte ganzer Körperdistrikte zusammenfaßt. In den Zellen der Großhirnrinde ist dasjenige Bewußtsein lokalisiert, das wir speziell das unsrige nennen; in dieses treten alle jene Empfindungen, wohl zumeist bereits zu Vorstellungen synthetisch verbunden, ein, die durch Nervenbahnen den betreffenden Zellen zugeleitet werden. Das Großhirn umschließt unsere eigenste geistige Domäne, während in den anderen Hirnteilen und Centren Organbewußtseine lokalisiert sind.

Fragen wir nun, welche Empfindungen eigentlich in unser Eigenbewußtsein fallen, so muß geantwortet werden: nur die, welche zur höheren und höchsten Synthese notwendig sind. Diejenigen Empfindungen, welche zu den Bedürfnissen des Körpers in Beziehung stehen, kommen uns zum großen Teil nicht zum Bewußtsein. Die Herrschaft der Organbewußtseine genügt, um das vegetative Leben des Körpers in Ordnung zu halten; ja sie ist sogar weit besser dazu geeignet, da die regelmäßige Funktion des letzteren bei Beherrschung durch das Eigenbewußtsein, wegen der zahllosen, zum Teil einander widerstrebenden Elemente desselben, wesentlich erschwert oder auch ganz unmöglich gemacht würde. Aus der immer gleich eindeutigen Reaktion der Organe läßt sich auf die Beherrschung durch untergeordnete Sonderbewußtseine, die nur über eine begrenzte geregelte Zufuhr von Empfindungen verfügen, schließen. Dabei ist zwischen zweierlei Arten von nicht eigenbewußten Vorgängen, die wir künftig als unbewußte (relativ unbewußte bei E. VON HARTMANN) bezeichnen wollen, zu unterscheiden. Die einen waren ursprünglich bewußte Vorgänge; die anderen sind es nie gewesen.

Noch sei hervorgehoben, daß als Charakteristikum der eigenbewußten Vorgänge die Zugehörigkeit eines deut-

lichen Gefühlstones anzusehen ist (TH. ZIEGLER). Die nicht unserem Eigenbewußtsein unterstehenden Vorgänge können als gefühlsleere oder nur von unmerklichen Gefühlstönen begleitete aufgefaßt werden; bei der Synthese der Empfindungen zu Vorstellungen kommt es auch zweifellos zur Verstärkung der Gefühlstöne. Aus Kap. 12 *B* wird die Bedeutung des Gefühls für das Eigenbewußtsein zur Genüge hervortreten, weshalb hier nicht weiter darauf eingegangen zu werden braucht.

Daß ursprünglich bewußte Vorgänge zu unbewußten werden, ist eine alltäglich uns entgegentretende Erscheinung. Wir führen bald mechanisch (automatisch) aus, was uns früher nur unter der Leitung des Bewußtseins möglich war; das will besagen, in bestimmten motorischen Zellen haben sich Erinnerungsbilder abgelagert, die, in Vertretung der Großhirnzellen, durch die Nervenerregung ausgelöst werden und nun ihrerseits die motorischen Fasern reizen. Nehmen wir, um den Vorgang klarer überschauen zu können, einen sehr einfachen Reflex, von dem — allerdings irrtümlicherweise, siehe unten — vorausgesetzt werden soll, daß er durch Automatisierung aus einem Bewußtseinsvorgang entstanden sei, als Beispiel. Der sogenannte Sohlenreflex verläuft folgendermaßen. Ein Stich in die Fußsohle veranlaßt die Zurückziehung des Fußes. Dieser Vorgang kommt dadurch zu stande, daß die sensiblen Nerven der Sohle durch den Stich erregt werden und die Erregung ins Rückenmark leiten; hier wirken sie durch Lateralen (sogenannte Reflexcollateralen) auf bestimmte motorische Nervenzellen, die nun ihrerseits die periphere Muskelbewegung auslösen. Wir können uns diesen kurzen Reflexvorgang aus folgendem komplizierteren bewußten Vorgang entstanden denken. Die sensiblen Bahnen leiteten ursprünglich die Erregung durch Vermittlung von Schaltzellen ins Großhirn, wo mannigfache bewußte Versuche die günstigste Beziehung zu bestimmten motorischen Zellen des Rückenmarks, unter Vermittlung der Pyramidenzellen, auskundschafteten und herstellten. In den betreffenden motorischen Zellen kam es nun zur Ablagerung eines Erinnerungsbildes, wodurch sie auf den primären Reiz abgestimmt wurden. Den sensiblen Spinalganglienzellen, welche durch die Reflexlateralen mit den motorischen Zellen in primärer Verbindung stehen, blieb diese Umstimmung nicht unbekannt, wie ja überhaupt jede Veränderung in beliebigen Zellen allen übrigen Zellen zum Bewußtsein kommt und ihre Reaktionen mitbestimmt. Der Reiz ging daher von jetzt an durch die Reflexlaterale und kommt den Großhirnzellen nicht mehr oder nicht notwendigerweise mehr zum Bewußtsein.

Derart macht ein durch bewußte sukzessive Assoziation gewonnenes Erinnerungsbild*) komplizierte psychische Vorgänge überflüssig, befreit also das Großhirn von der Wiederholung bestimmter Arbeitsleistungen. Diese Folgerung steht in Einklang mit einem auffälligen histologischen Befunde. Man findet nämlich nirgends so zahlreiche NISSLsche Körner, als in den motorischen Zellen. Betrachten wir diese Körner als Gedächtniskörner, so kann ihre reiche Anhäufung hier entsprechend der mitgeteilten Überlegung nicht wundernehmen. Denn ein sehr großer Teil der den Organismus von außen treffenden Reize findet in Hinsicht auf motorische Leistungen Verwertung und muß sich daher in den motorischen Zellen in Gedächtnisspuren niederschlagen.

Neben den unbewußt gewordenen Handlungen**) gibt es eine Menge gleichfalls unbewußter, die niemals bewußt gewesen sind. Das sind die Instinkthandlungen, die sowohl bei Menschen wie bei Tieren eine außerordentlich große Rolle spielen. Gegen die Ableitung der Instinkthandlungen von bewußten spricht schon, daß die sekundär unbewußten Handlungen sich nicht vererben, also von jedem Individuum neu erworben werden müssen. Am stärksten beweisend in dieser Hinsicht ist die der Phylogenie entnommene Tatsache, daß nah verwandte Tierarten sich durch den Besitz von Instinkten unterscheiden können, die niemals bewußte Handlungen gewesen sein können, selbst wenn man die Möglichkeit der Vererbung solcher zugeben wollte. Das gilt von gewissen Instinkten der Ameisenarbeiter. Diese Arbeiter können bewußt erworbene Quali-

---

*) Die Bezeichnung „Erinnerungsbild" ist hier, wie in allen anderen Fällen, wo es sich nicht um Speicherung einer Gesichtsempfindung handelt, eigentlich unzulässig, soll jedoch, um die Wahl eines neuen Ausdrucks zu vermeiden, beibehalten werden, wozu auch der Gedanke, daß das, was gespeichert wird, als „Abbild" der Empfindung bezeichnet werden kann, eine gewisse Berechtigung gibt.

**) Unter welche die Reflexe (siehe unten) nicht zu rechnen sind; daß obige Beispiel ist insofern unrichtig, als der Sohlenreflex niemals eine bewußte Willenshandlung darstellte, sondern eine ererbte unbewußte ist. Ich wählte das Beispiel jedoch, damit später um so klarer der Unterschied zwischen Reflexen und Automatismen hervortreten möchte. — Folgendes möchte ich noch bemerken: Nach TH. ZIEGLER werden bewußte Tätigkeiten zu unbewußten durch Einbüßung des Gefühlstones, der sich an den Reiz anpaßt und derart verloren geht. Allerdings kommt, wie wir sahen, die Automatisierung durch Anpassung (der Reizspeichermoleküle, welche die Erinnerungsbilder liefern) zu stande, aber die Gefühlstöne können dabei keine Rolle spielen, da zur Automatisierung überhaupt nur Vorgänge, denen keine oder nur sehr schwache Gefühlstöne entsprechen, geeignet sind. Perzeptionen, denen lebhafte Gefühlstöne folgen, werden nie dem Eigenbewußtsein entgehen und demnach auch keine unbewußte Tätigkeit nach sich ziehen können.

täten deshalb nicht vererben, weil sie geschlechtslos sind; die Geschlechtstiere der zugehörigen Art üben aber die in Frage stehenden Instinkte nie aus, können sie deshalb den Nachkommen nicht vererben. Nun handelt es sich hierbei um komplizierte Handlungen, die die Ablagerung zahlreicher Erinnerungsbilder notwendigerweise voraussetzen. Die Erinnerungsbilder können aber nicht bewußt erworbene sein; somit bleibt nur die Annahme, daß sie durch selbständige von der Außenwelt unabhängige Reifung von Gedächtniskörnern entstanden sind.

Solche Reifung ist für alle Instinkte und Reflexe zu fordern. Ehe ich weiter darauf eingehe, möchte ich das Verhältnis der Instinkte zu den Reflexen erörtern. Ein scharfer Unterschied beider existiert nicht. H. E. Ziegler sagt, ein Instinkt ist ein komplizierter Reflex, und schließt sich derart an H. Spencer an, der direkt betont, daß sich keine scharfe Grenzlinie zwischen Instinkt, gleich zusammengesetzter Reflextätigkeit, und einfacher Reflextätigkeit ziehen läßt. Indessen ließe sich wohl eine Grenze ziehen, wenn der Begriff Instinkt eine gewisse Einschränkung erführe. Bei Annäherung eines Gegenstandes an unser Auge schließen wir dieses und sagen über die Handlung aus, sie sei reflektorisch oder instinktiv. In diesem Falle wird also auch ein einfacher Reflex als Instinkt bezeichnet, was zu verwerfen ist, wenn wir zum Vergleich typische Instinkte heranziehen, wie z. B. den Begattungstrieb, den kaum jemand einen Reflex nennen dürfte. Der Unterschied beider Handlungen liegt darin, daß die erstere auf einen äußeren, die zweite auf einen inneren Reiz hin ausgeführt wird. Reflextätigkeit hat immer eine äußere Ursache, echte Instinkte dagegen werden durch innere Ursachen, wie sie die Entwicklung der Organe hervorruft, ausgelöst. Die Reifung der Geschlechtsorgane reizt an zur Fortpflanzung, die Ausbildung der Sprechwerkzeuge, der Milchdrüsen, der Spinndrüsen, der Flügel u. s. w., zum Sprechen, Säugen, Spinnen, Fliegen u. s. w. Nun bezeichnet man aber auch als Instinkt den Wandertrieb der Vögel, den Fluchttrieb und viele andere, die nicht durch innere, sondern durch äußere Ursachen ausgelöst werden. Es wäre im Interesse einer scharfen Sonderung der Begriffe sehr zu empfehlen, wenn man solche Instinkte als Reflexe bezeichnen wollte; im folgenden werde ich mich an diese Unterscheidung halten.

Noch etwas anderes ist zu beachten. Es wurde gezeigt, daß ursprünglich bewußte Handlungen zu unbewußten werden können. Solche unbewußte Handlungen nennt man oft auch Reflexe; indessen empfiehlt sich hier die Bezeichnung automatische Handlungen, die bereits oben angewendet wurde, da unbedingt scharf zwischen

primär und sekundär unbewußten Handlungen zu unterscheiden ist. Es ergibt sich also folgende Einteilung:

I. Primär bewußte Handlungen:
   a) Sie bleiben dauernd bewußte (Willenshandlungen).
   b) Sie werden unbewußte, werden automatisiert (automatische Handlungen).

II. Primär unbewußte Handlungen:
   a) Sie werden durch äußere Reize ausgelöst (Reflexhandlungen).
   b) Sie werden durch innere Reize ausgelöst (Instinkthandlungen).

Wir sahen, daß eine Willenshandlung automatisiert werden kann durch die Erwerbung eines oder vieler Erinnerungsbilder, die sich in die direkte Leitungsbahn, welche das perzeptorische und das effektorische Organ verbindet, einlagern und bei Erneuerung des Reizes die Lenkung der Nervenerregung vermitteln. Auch bei den Reflexen und Instinkten müssen Erinnerungsbilder lenkend die durch äußere oder innere Reize ausgelösten Nervenerregungen bestimmen. Eine Ablagerung von Erinnerungsbildern erscheint nun aber abhängig von Bewußtseinsvorgängen, die jedoch hier ganz ausgeschlossen sind. Wie kann diese Schwierigkeit umgangen werden? Auf eine sehr einfache Weise. Wir haben nur anzunehmen, daß die betreffenden Reizspeicherergatiden, an welche die Erinnerungsbilder gebunden sind, zur Reife gelangen ohne den Einfluß äußerer Reize. Wie ein Molekül zum Fermentergatiden auf inneren Reiz hin, der sich aus den Beziehungen aller Körperzellen zueinander ergibt, ausreift, so wird es auch bei den Molekülen der Nervenzellen der Fall sein. Dieser Vorgang, so eigenartig er auch auf den ersten Blick hin erscheint, ist doch ohne weiteres verständlich, wenn wir ihn genauer mit anderen Reifungen vergleichen. Bereits im Ei sind zweifellos die Reizspeicherplastiden als besondere Anlagen ebenso vorhanden, wie die Ferment-, Gerüst-, Speicher-, Nukleom- und Centralkornplastiden. Ursprünglich sind alle diese Reizspeicherplastiden gleichartig; aber je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so mehr ergeben sich aus den Lagebeziehungen besondere Reifungsreize, die den Chemismus in bestimmter Richtung umstimmen, zunächst nur Dispositionen schaffend. Bei Dispositionen bleibt die Entwicklungsreifung in den meisten Fällen stehen; in anderen Fällen aber sind die Entwicklungsreize so intensiv, daß sie die völlige Reifung bestimmter Ergatiden bedingen, wodurch dann der Reiz eliminiert wird. Das ist ja überhaupt das Eigen-

tümliche und Anstaunenswerte jeder Ontogenese, daß sie mit inneren Reizen, die sich der Organismus selber setzt, in denen er die Außenwelt antizipiert, ja in denen er sich selbst als der Außenwelt gleichwertig erweist, auskommt. Diese inneren Reize erscheinen nun zwar den äußeren gleichwertig, insofern ja auch durch letztere Reifungen hervorgerufen werden; da aber solche erworbene Reifungen, welche die Automatismen und Anpassungen bedingen, nicht vererbt werden, so unterscheiden sich beiderlei Reizarten doch fundamental, denn es kommt den inneren eine viel weitergehende Bedeutung für die Organismen zu als den äußeren.

Die Ausbildung von Gedächtnisergatiden durch innere Reize bei der Entwicklung ist also nicht wunderbarer als die Ausbildung beliebiger anderer, an eine bestimmte Tätigkeit angepaßter Ergatiden ebenfalls während der Entwicklung und durch innere Reize. Ein unverkennbarer Parallelismus aller ontogenetischen Reifungen besteht ohne Frage zu den Anpassungsreifungen, welche durch äußere Ursachen ausgelöst werden, denn auch die ersteren sind nur in Hinsicht auf die Außenwelt von Bedeutung. Der Organismus paßt sich also der Außenwelt in doppelter Weise an, was auf eine tiefer liegende Beziehung zu dieser deutet, die im nächsten Kapitel zu erörtern sein wird. Jetzt sei nur das Faktum selbst ins Auge gefaßt. Dieses ist unstreitig für die Organismen vom größtem Vorteil. Denn das ontogenetische, von der Außenwelt unabhängige Entstehen von Erinnerungsbildern, die in Rücksicht auf diese Art der Entstehung besser als Lenkbilder zu bezeichnen sind, macht langwierige Mechanisierungsarbeiten bewußter Handlungen überflüssig und das junge Tier handelt vom ersten Augenblick an zweckmäßig. Je ansehnlicher die Summe der angeborenen Lenkbilder, desto gesetzmäßiger ist das Tun eines Organismus von Anfang an geregelt und eindeutig bestimmt, was bei überwiegendem Eigenbewußtsein nicht der Fall ist, da hier ein Irren im Tun, auf Grund der zahlreichen widersprechenden Eindrücke, leicht resultiert. Es ist möglich, daß es Tiere auch hoher Entwicklungsstufe gibt, deren ganzes Tun ein instinktives ist. So erscheinen die Bienen nach den BETHEschen Experimenten*) als reine Reflexmaschinen

*) Allerdings wird diesen Befunden von FOREL, BUTTEL-REEPEN und WASMANN widersprochen. Wenn sie aber auch nicht im ganzen Ausmaße richtig sein sollten, so würden sie doch die Möglichkeit, daß es Tiere gibt, die nur von Reflexen und Instinkten geleitet werden, denkbar erscheinen lassen. Was übrigens die interessante Tatsache selbst betrifft, daß die rückkehrenden Bienen genau am Aufflugsort eintreffen, auch wenn die Schachtel, aus der man sie fliegen ließ, davon nur um wenige Dezimeter entfernt wurde, so ist zu betonen, daß diese Fähigkeit selbstverständlich nicht aus einem Instinkt, aber auch nicht aus dem Wirken einer besonderen Kraft (BETHE), sondern nur aus enorm entwickeltem Orien-

und man wird ihnen vielleicht ein Eigenbewußtsein ganz absprechen müssen. Ihre Handlungen lassen sich mit größter Sicherheit bei Kenntnis ihrer Instinkte voraussagen; verändert man nun die Bedingungen, unter denen sie sich abspielen, indem man z. B. den Bienenstock während des Fluges der Insassen vom Standort entfernt, so erscheinen die rückkehrenden Insassen, die genau auf dem Abflugsort wieder eintreffen, von außerordentlicher Hilflosigkeit, da sie zur bewußten Verwertung von Wahrnehmungen unfähig sind.

Das Eigenbewußtsein ermöglicht zweckmäßige Handlungsweise bei neugegebenen Reizen. Es muß um so umfassender sein, je wechselvoller die Existenzbedingungen sind, und kann fehlen, wenn die Bedingungen sich immer gleich bleiben. Ein Tier ist daher um so anpassungsfähiger, für je mehr Reize das Eigenbewußtsein zugänglich ist; je klüger ein Tier, d. h. je bereitwilliger und befähigter zu neuen psychischen Operationen es ist, um so mehr eignet es sich zum Haustier. Weitaus am größten ist natürlich das Eigenbewußtsein beim Menschen, der einer unermeßlichen Fülle von Reizen gegenübersteht. Bei den Menschen haben daher viele Instinkte an Präzision verloren, weil sie geradezu Hemmungen bei den Versuchen, neuen Ansprüchen gerecht zu werden, bilden. Aber indem die Instinkte dem höheren Intellekt Platz machten, ergab sich auch mancher Nachteil für den Menschen. Die Klugheit erscheint vielfach als sehr ungenügender Ersatz des Instinkts, da sie bei weitem nicht mit der gleichen Präzision arbeitet wie die Instinkte. Sie läßt uns oft momentan wehrlos erscheinen, während ein Tier über seine Schutzinstinkte immer rechtzeitig verfügt; dagegen ermöglicht sie allerdings die Wahl neuartiger Schutzmaßregeln, wozu das in enge Instinkte eingebannte Tier unfähig ist. Indem sich das Eigenbewußtsein auf die breiteste Erfahrungsbasis stellt, gestattet es eine fortdauernde

---

tierungsvermögen abzuleiten ist. Der Orientierungssinn, der ja auch bei Hunden und Brieftauben ein großer und selbst manchmal bei Menschen überraschend hoch entwickelt ist, kommt den Bienen zweifellos in eminentem Maße zu. Sie perzipieren einen bestimmten Ort im Raume vermittelst noch unbekannter Sinnesorgane, ohne daß dabei das Auge und der Geruch eine nachweisbare Rolle spielen. Hinsichtlich des Orientierungssinnes gibt es vermutlich drei verschiedene Ausbildungsstufen. Die niedrigste, die wohl allen Tieren und den Menschen zukommt, vermittelt die Perzeption der drei Raumrichtungen im allgemeinen. Die zweite vermittelt die Perzeption einer einzigen bestimmten Richtung; sie belehrt z. B. einen Hund, den man, in eine Kiste eingeschlossen, weit von seinem Domizil entfernt, über die Richtung, die er einschlagen muß, um dieses zu erreichen. Die dritte vermittelt die Perzeption eines bestimmten Raumpunktes, wie es bei den Bienen der Fall sein dürfte; man wird zweifellos mit der Zeit die anatomischen Bedingungen dieses merkwürdigen Vermögens kennen lernen.

geistige Entwicklung der Individuen, die nur im Tod ihren Abschluß findet, während ein ganz von Instinkten beherrschtes Tier sich überhaupt nicht geistig entwickelt.

Instinkte und komplizierte Reflexhandlungen sind übrigens nicht immer sofort vollkommen, etwa derart wie es für das Tun einer Seidenspinnerraupe gilt, die ihre Spinnkunst überhaupt nur einmal und sogleich in vollendeter Weise ausübt, sondern sie können durch Erfahrung verbessert werden, wie z. B. das Singen der Vögel, das Sprechen, das Fliegen, das Laufen u. s. w. Allen diesen Handlungen liegt ein Instinkt zu Grunde, der zum unbewußten Gebrauch gegebener Organe anregt. Betreffs des Sprechinstinkts ist zu bemerken, daß er notwendigerweise zunächst nur unvollkommene Lautäußerungen hervorrufen kann, da ein zusammenhängendes Sprechen eine reiche geistige Ausbildung voraussetzt, die erst sukzessive gewonnen werden kann. Wir haben uns vorzustellen, daß die solch unvollkommenen Instinkten und Reflexen zur Lenkung dienenden Reizspeicherergatiden ihre volle Reife erst nach und nach erlangen.

Literatur.

1890. **Altmann, R.**, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.

1899. **Beer, T., Bethe, A. & Uexküll, J. v.**, Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems, in: Biol. Centralbl. Bd. 19.

1898. **Bethe, A.**, Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? in: Arch. Phys. Pflüger Bd. 70.

1902. **Bethe, A.**, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen etc. in: Biol. Centralbl. Bd. 22, Nr. 7 u. 8.

1902. **Buttel-Reepen, v.**, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig.

1903. **Forel, —**, Nochmals Herr Dr. Bethe und die Insektenpsychologie, in: Biol. Centralbl. Bd. 23.

1895. **Groos, K.**, Die Spiele der Tiere. Jena.

1890. **Hartmann, E. v.**, Philosophie des Unbewußten. 10. Aufl. Leipzig.

1901. **Hartmann, E. v.**, Die moderne Psychologie. Leipzig.

1876. **Hering, E.**, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. 2. Aufl. Wien.

1893. **Külpe, O.**, Grundriß der Psychologie. Leipzig.

1902. **Ostwald, W.**, Vorlesungen über Naturphilosophie. Leipzig.

1795. **Schiller, F.**, Über die ästhetische Erziehung des Menschen. In einer Reihe von Briefen.

1899. **Schlater, G.**, Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre, in: Biol. Centralbl. Bd. 19.

1891. **Schneider, K. C.**, Ein Beitrag zur Phylogenie der Organismen. in: Biol. Centralbl. Bd. 11.

1902. **Schneider, K. C.**, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.

1854. **Schopenhauer, A.**, Über den Willen in der Natur. 2. Aufl.
1859. **Schopenhauer, A.**, Die Welt als Wille und Vorstellung. 3. Aufl. Bd. 1 u. 2.
1875. **Spencer, H.**, Die Prinzipien der Psychologie. Übersetzt von **B. Vetter.** Stuttgart.
1900. **Wasmann, E.**, Einige Bemerkungen zur vergleichenden Psychologie und Sinnesphysiologie, in: Biol. Centralbl. Bd. 20.
1901. **Wasmann, E.**, Nervenphysiologie und Tierpsychologie, in: Biol. Centralbl. Bd. 21.
1892. **Wiesner, J.**, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.
1893. **Wundt, W.**, Grundzüge der physiologischen Psychologie. Bd. I. u. II. Leipzig.
1902. **Wundt, W.**, Grundriß der Psychologie. 5. Aufl.
1892. **Ziegler, H. E.**, Über den Begriff des Instinkts, in: Verh. D. Z. Ges. 2. Vers.
1900. **Ziegler, H. E.**, Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie, in: Biol. Centralbl. 20. Bd.
1893. **Ziegler, T.**, Das Gefühl. Stuttgart.
1900. **Ziehen, T.**, Leitfaden der physiologischen Psychologie. Jena.

12. Kapitel.

Fortsetzung.

A. Psychophysischer Parallelismus.

Im 11. Kapitel ergab sich als gut fundierte Tatsache die Deutung jedes Erregungszustandes als eines psychischen Vorganges. Den Erregungszuständen entsprechen bestimmte Bewußtseinsphänomene, welche sich — das Gefühl sei zunächst ganz außer acht gelassen (siehe unter *B* Näheres) — in zwei Hälften gliedern: eine rezeptorische (Empfindung, Vorstellung, Begriff) und eine effektorische (Willensäußerung = Handlung, Apperzeption, Assoziation). Von Ziehen wird die Willensäußerung ganz in Abrede gestellt. Nach ihm ist die Handlung in keiner Weise durch die Psyche, sondern nur durch den chemisch-physikalischen Reiz bestimmt, daher erscheint die Annahme eines psychischen Vermögens ganz überflüssig und die Empfindung etc. erweist sich als ein Akzidens der physischen Nervenvorgänge für den Fall, daß die Erregung die Großhirnrinde in bestimmten Bahnen durchläuft. Diese Anschauungsweise ist eine durchaus berechtigte, wenn die psychischen Vorgänge nicht als gleichwertig neben den physischen, sondern nur als koordinierte Parallelprozesse betrachtet werden. Wenn der Reiz, welcher die lebende Substanz trifft, nur physikalisch-chemische Vorgänge auslöst, so stellt sich keiner derselben als Willenshandlung dar, da das Bewußtsein, das — unbekannt weshalb — die Vorgänge begleitet, unvermögend ist bei der Reaktion mitzuwirken. Die Annahme eines Willens, wie wir sie z. B. bei Wundt treffen, hat dann keinen rechten Sinn; sie besteht nur zu Recht, wenn die Vorgänge in der Nervensubstanz eben keine physischen sind. Wer die Betätigung einer besonderen psychischen Energieart in den Organismen bestreitet, für den ist der Wille überflüssiger Ballast. Für ihn schweben die psychischen Vorgänge als Epiphänomena ganz in der Luft und ihr seltsames Gebundensein an physische Vorgänge erklärt sich konsequenterweise nur durch die Annahme einer prästabilierten Harmonie oder durch ein Wunder (siehe jedoch unten den monistischen Lösungsversuch des Problems).

Die Lehre vom psychophysischen Parallelismus ist entsprechend den hier mitgeteilten Befunden durchaus unhaltbar. Aber es sei betont: die Unhaltbarkeit ergibt sich nur vom hier begründeten Standpunkt aus! Die von Stumpf, Reinke u. a. gegen den Parallelismus erhobenen Einwände müssen als unzulängliche bezeichnet werden. Es erweckt selbstverständlich a priori ein Gefühl der Unbefriedigung, wenn der wissenschaftliche Befund kategorisch die Beeinflussung des Leibes durch die Seele bestreitet; der Geist empört sich dagegen, zu einem passiven Nebenerfolg der materiellen Mechanik herabgesetzt zu werden. Was besonders bemerkenswert ist (E. v. Hartmann, moderne Psych. pag. 431): wie hätte sich ein solch völlig zweckloser und nutzloser Nebenerfolg dauernd behaupten können, da doch nutzlose Organe rückgebildet zu werden pflegen? Das Seelenleben verfeinert sich aber in der aufsteigenden Tierreihe immer mehr und nichts ist evidenter für den unbefangenen Beobachter, als daß wir in unseren Handlungen vollkommen von Motiven abhängig sind. Dennoch konnte bis jetzt innerhalb der physischen Nervenvorgänge kein Punkt gefunden werden, wo die Kette plötzlich abreißt und ein psychischer Vorgang eingreift; solange aber ein solcher Nachweis unmöglich war, blieb auch alles Polemisieren gegen die Parallelismushypothese erfolglos. Auch der Reinkesche Versuch, seine Dominantenlehre (siehe Kap. 1) zur Lösung des Widerspruchs zu verwerten, ist durchaus vergebliches Bemühen. Denn die Dominanten sind nichts als Systemsbedingungen oder Konstanten, bloße Abstraktionen (Begriffe), wie unter *B* und besonders unter *C* gezeigt werden wird, aber keine Kräfte oder Oberkräfte, und können sich ebensowenig an den Systemen betätigen, wie die Drieschsche Entelechie. Es sei übrigens bemerkt, daß E. v. Hartmanns Betrachtungsweise des psychophysischen Parallelismus mit der Reinkeschen eng verwandt ist. Auch er nimmt immateriierende Kräfte an, die dem Energiegesetz nicht unterstehen und innerhalb des Organismus lenkend in die physischen Vorgänge eingreifen sollen. Nach ihm wirkt der vom physischen Reiz abhängige völlig passive Bewußtseinsinhalt als Motiv auf die unbewußt psychische Tätigkeit, das Wollen, das nun seinerseits den Energieablauf zu beeinflussen vermag. Somit würde also wechselseitige Kausalität zwischen den physischen und psychischen Vorgängen bestehen, jedoch eine Kausalität ganz eigener Art, die den als Kraft aufzufassenden Willen (Schopenhauer) in eine Oberkraft wandelt, was entsprechend den Ausführungen im ersten Kapitel unbedingt zu verwerfen ist und auch in Hinsicht auf die hier mitgeteilten Befunde überflüssig erscheint. Nur indem wir jeden Vorgang innerhalb der Organismen als einen psychischen erkennen, nur so gelingt es die Paralle-

lismushypothese aus der Welt zu schaffen und die kausale Abhängigkeit des Physischen vom Psychischen zu verstehen.

Das war in Hinsicht auf die Einwände der Realisten gegen den Parallelismus zu sagen. Die Einwände der Idealisten sind schwieriger zu entkräften, doch sind auch sie ungenügende, da sie der wahren Bedeutung der Nervenvorgänge nicht Rechnung tragen. — Ziehen u. a. suchen den psychophysischen Parallelismus auf folgende Weise zu überwinden. Sie stellen sich auf den Boden des subjektiven (immanenten) Idealismus, dem es erkenntnistheoretische Fundamentaltatsache ist, daß uns überhaupt nur psychische Prozesse direkt gegeben sind (Berkeley, Kant). Die physischen Prozesse werden nur erschlossen; wir nehmen zu den Empfindungen und Vorstellungen als Ursachen äußere Dinge an, über die wir direkt gar nichts erfahren können. Immer bleiben wir in den Kreis des Psychischen gebannt und „die Möglichkeit, daß wir die Vorstellung eines Nichtpsychischen bilden sollten, ist erkenntnistheoretisch uns abgeschlossen“. Dies ohne weiteres zugegeben (siehe Näheres unter *B*), bleibt doch eine Schwierigkeit bestehen, die aus der Unterscheidung von Empfindungen (Wahrnehmungen) und Erscheinungen entspringt. Man bezeichnet im allgemeinen vom Standpunkt des Idealismus aus, unter dem Einfluß von Schopenhauer, die außerhalb von uns im Raum sich darstellenden Erscheinungen als objektivierte Bewußtseinsinhalte, die gleichzeitig auch in unserem Hirn als Wahrnehmungen ein ebenso rein subjektives Leben führen sollen wie die Begriffe, die wir nicht zu objektivieren vermögen. Die Intrajektion (Avenarius) der Erscheinungen ins Hirn als Wahrnehmungen und umgekehrt die Extrajektion der Empfindungen nach außen als Erscheinungen galt Schopenhauer als das Werk des Verstandes. Wer die Unterscheidung der Wahrnehmungen und Erscheinungen akzeptiert, muß natürlich auch einen Parallelismus statuieren, denn die Wahrnehmungen sind als Produkte des Gehirns eine den Erscheinungen beigefügte Zutat; ein und dasselbe Ding würde also doch in doppelter Form existieren. Da nun aber der Idealismus zeigt, daß es reale Dinge überhaupt nicht gibt und die Erscheinungen gar nichts anderes als Bewußtseinsinhalte, gleich den Wahrnehmungen sind, so lag es nahe einen Unterschied beider überhaupt in Abrede zu stellen und in der Tat wurde dieser bedeutsame Fortschritt in der Beurteilung des Psychischen von Mach, Schuppe und Avenarius selbständig vollzogen und von Ziehen u. a. akzeptiert.

Somit erscheint der psychophysische Parallelismus durch den konsequent durchgeführten Idealismus überwunden. Aber es scheint

doch nur so. Denn obgleich ein Unterschied zwischen Wahrnehmung und Erscheinung mit Recht bestritten wird, ist doch noch immer kein Verständnis für die Nervenvorgänge gewonnen. Diese stellen sich nach wie vor als Parallelvorgänge zu den in der Erscheinungswelt sich abspielenden Vorgängen dar, werden jedoch nicht mehr als etwas Wesentliches, sondern nur als etwas im Subjekt gegebenes Akzidentelles betrachtet, das den Erscheinungen eine subjektive Färbung verleiht (Rückwirkung der Hirnrinde auf die Empfindungswelt, ZIEHEN.) Dem Kurzsichtigen erscheint die Welt anders als dem Weitsichtigen; der Farbenblinde sieht sie anders gefärbt als der, welcher alle Farben unterscheidet. Aber diese Rückwirkungen bestimmen nicht im geringsten die Abläufe der in der Erscheinungs- (Empfindungs-) welt sich abspielenden Vorgänge und somit repräsentieren die Nervenvorgänge vom geschilderten idealistischen Standpunkt aus ebenso zwecklose Zutaten zu den psychischen Vorgängen, wie vom Standpunkt des Materialismus aus die psychischen Vorgänge zu den physischen, und es bleiben die oben gemachten Einwände bestehen. Die Nervenvorgänge könnten zwar in Rücksicht auf die höhere geistige Tätigkeit (Ableitung der Begriffe aus den Wahrnehmungen) von Bedeutung erscheinen; aber damit wird ihre wirkliche Bedeutung nicht entfernt erschöpft, ganz abgesehen davon, daß die Begriffe nicht als etwas aus den Erscheinungen durch das Subjekt Abgeleitetes betrachtet werden dürfen, sondern als etwas sie Ergänzendes gewissermaßen auch der Außenwelt angehören (siehe unter *C* Genaueres darüber). Man wird der enormen Kompliziertheit im Bau des Nervensystems nur gerecht, wenn man annimmt, daß jedem Subjekt durch den Besitz des Gehirns die Möglichkeit gegeben ist, zu den Erscheinungen in eine für das Subjekt außerordentlich bedeutungsvolle Beziehung zu treten. Es muß, wenn wir nicht die unzweckmäßigste aller Welten vor uns haben sollen, in den Nervenmolekülen sich etwas zum Reize hinzugesellen, das die Reaktion abzuändern vermag und ein selbständiges Verhalten des Subjekts zur Außenwelt erlaubt; das die Empfindungen in Motive umwandelt und, indem es auch in den Erscheinungsobjekten aufgefunden wird, eine unmittelbare Identifizierung mit diesen ermöglicht. Dieses Etwas ist das Gefühl, welches im Centrum jedes Erregungsvorganges steht und, wie im Kap. 11 *B* gesagt wurde, nicht allein den Maßstab des Anpassungsvermögens der Moleküle an die Reize (Lust- und Unlustgefühle), sondern auch eine qualitative Nuancierung dieser Anpassungen gestattet. Im Gefühl bietet sich uns, um es vorgreifend zu betonen, die Möglichkeit, das in der Welt verstreute, in die Erscheinungen aufgelöste Bewußtsein in uns zu sammeln und uns derart von der

Welt zu befreien, in deren Kausalnetz wir, insoweit wir selbst Erscheinungen repräsentieren, eingebannt sind. Wie diese Möglichkeit realisiert werden kann, ist im folgenden Abschnitt *B* zu erörtern.

B. Solipsismus.

Alles, was in der Welt existiert, ist Bewußtseinsinhalt, wie bereits unter *A* erwähnt wurde. Diese erkenntnistheoretische Fundamentaltatsache warf den naiven Realismus älterer Zeiten über den Haufen und begründete einerseits den transzendentalen Idealismus, der die Existenz von Dingen an sich ganz verwirft, anderseits den transzendentalen Realismus, der Dinge an sich annimmt, die wir zwar in keiner Weise direkt wahrnehmen können, die aber auf unser Bewußtsein wirken und dabei für uns zu Erscheinungen werden. Im folgenden muß zunächst die Berechtigung beider Standpunkte geprüft werden, bevor die Frage nach der Bedeutung der Gefühle ihre Beantwortung finden kann.

Der Idealismus wurde von Berkeley eingeführt und in seinen Fundamenten vor allem von Kant und Schopenhauer ausgebaut. Doch sind beide letzteren Philosophen nicht reine Idealisten zu nennen, da sie als metaphysischen unbewußten Hintergrund der subjektiven Erscheinungswelt, als das eigentlich Existierende oder den Kern der Dinge, ein für unsere Sinne nicht direkt erkennbares (transzendentales) Reales annehmen, das bei Kant nicht näher bestimmt wird — es soll durch eine transzendente Kausalität auf uns wirken —, bei Schopenhauer sich als unbewußter Wille darstellt. Mit vollem Nachdruck hat sich E. v. Hartmann auf den Boden des transzendentalen Realismus gestellt. Seine Argumente und die anderer Autoren (ich verweise vor allem auf Liebmann, Gedanken und Tatsachen, Heft 2, Abt. 1) seien im folgenden angeführt.

Liebmann sagt: Einerseits ist der Mensch Produkt der Natur; anderseits ist die Natur Produkt des Menschen. Die Außenwelt ist ein anthropozentrisches Phänomen; freilich aber steht sie „mit einer ganz festen massiven Tatsächlichkeit da; mit einer unserem Willen und Belieben trotzenden Objektivität, an der sich schlechterdings nicht rütteln und rühren läßt. Wir haben uns ihr zu fügen, ihr praktisch und theoretisch unterzuordnen; wir können an ihr durchaus nichts ändern; und wehe dem, der sich nicht fügen wollte!“ „Kein Skeptiker und Idealist vermag, wenn er ins Wasser fällt, daran zu zweifeln, daß er naß wird und daß ihm beim Luftmangel der Atem ausgeht. Dieses aber genügt vollkommen, um den Naturerscheinungen diejenige Art von Realität zu sichern, um welche allein die Praxis des Lebens und die Theorie der Naturwissenschaft sich zu kümmern hat.“ Die

Naturforscher nehmen die „Dinge einfach als gegebene Objekte hin und bezweifeln nicht im geringsten deren objektive Realität. Und sie haben ein gewisses Recht darauf. Objektive Realität heißt eben hier nur Unabhängigkeit von unserem Willen, keineswegs Unabhängigkeit von unserer intellektuellen Organisation".

Speziellere Ausführungen v. HARTMANNS sind die folgenden. Die Außenwelt, die unser geistiges Produkt sein soll, stellt uns immer wieder ungeahnte neue und überraschende Tatsachen gegenüber. Die Dinge, d. h. die Ursachen der Sinneseindrücke, wirken nach Gesetzen, die sich von denen, welche wir mutmaßen, oft völlig unabhängig erweisen; sie spotten unserer gewissermaßen und es passiert spekulativ vorgehenden Forschern nur zu oft, daß ihre sorgsam ausgeklügelten Hypothesen durch spätere empirische Untersuchung über den Haufen geworfen werden. Auch ist die Entstehung der Sinneseindrücke unabhängig von unseren Wünschen; die Eindrücke treten vielmehr fast stets ohne Zusammenhang mit der Gedankenkette ein. Sie sind ferner von einem Lebhaftigkeitsgrad, welchen bloße durch eigene Geistestätigkeit erzeugte Vorstellungen nur (?) in krankhaften Zuständen zu erreichen pflegen. Zur Entstehung eines Sinneseindruckes ist das Gefühl des geöffneten Sinnes erforderlich, dagegen bewirkt das Gefühl des geöffneten Sinnes nicht notwendig einen Sinneseindruck. Auch trifft es sich gewöhnlich, daß wir von den Dingen nicht bloß einen, sondern gleichzeitig mehrere differente Eindrücke erhalten, was bei rein geistigen Vorstellungen derselben nicht notwendig der Fall zu sein braucht. — Wir sehen uns von Wesen gleicher Art umgeben, deren Aussagen über die Außenwelt durchaus nicht immer mit unseren Beobachtungen übereinstimmen; diese Wesen sind von der Selbständigkeit ihres Ichs ebenso überzeugt, wie wir von der des unseren, was nicht gut mit der alleinigen Existenz unseres Ichs vereinbar erscheint. — Aus allem ergibt sich, daß unsere Wahrnehmungen im großen und ganzen etwas gegen den eigenen Willen uns Aufgezwungenes sind und nur durch Annahme realer Nichtichs ganz verständlich werden (Phil. d. Unbewußten I, p. 282 u. f.).

Das wesentliche Moment der zitierten Gründe ist, daß an den Erscheinungen ein von uns unabhängiges Wirkungsvermögen sich offenbart. Dies Moment sieht wohl gewichtig aus, fassen wir es jedoch genauer ins Auge, so trifft es den Kern der Sache gar nicht. Das, was wir unseren Willen nennen, ist, sowohl als besondere vitale Energie als auch als Oberkraft (immateriierende Kraft, v. HARTMANN) betrachtet, nicht etwas von unserem Belieben Abhängiges, da ja das Motiv jedes Willensaktes dem Reiz entnommen wird; es liegt somit in Hinsicht auf das Wirkungsvermögen gar

kein Unterschied zwischen Subjekt und Objekt vor, da beide in ihrem Tun durchaus aneinander gebunden sind. Daß man trotzdem zwei gesonderte Kausalreihen, eine in uns und eine außerhalb von uns, glaubte annehmen zu müssen, entsprang der völlig unberechtigten Unterscheidung von Wahrnehmungen und Erscheinungen (siehe unter *A*), von denen die ersteren in Form der Erinnerungsbilder, sowie die daraus abgeleiteten Abstraktionen, ihrer Verwendung nach von der Erscheinungswelt unabhängig erscheinen und eigenen (logischen) Gesetzen unterworfen sind. Indessen kann die Welt der Abstraktionen nur als eine Ergänzung oder Erweiterung der Sinneswelt (siehe unter *C*), nicht aber als zu ihr in Kontrast stehend, aufgefaßt werden und es hat daher gar keinen Sinn die Unabhängigkeit der an den Erscheinungen sich abspielenden Vorgänge von der Gedankenkette zu betonen und daraus ein Argument gegen den Idealismus abzuleiten. Wenn aber die Erscheinungen die eigentlichen Bewußtseinsinhalte — neben den Abstraktionen — repräsentieren, so entschwindet jede Berechtigung des Realismus, der sich allein dadurch halten kann, daß er zwischen objektiver und subjektiver Kausalität unterscheidet, beider Inkongruenz hervorhebt und sie auf die Existenz von Dingen an sich zurückführt. Es gibt aber keine solche Inkongruenz; die aus der Gedankenfolge abgeleiteten Wünsche können nicht in der Außenwelt nach Belieben walten, weil sie aus einem ganz andersartigen Nachbarlande herübergreifen und sich den Gesetzen unseres sinnlichen Heimatslandes anpassen müssen, nicht aber die Centrale desselben repräsentieren und nun ohne weiteres darin regieren können. Wer das überhaupt verlangt, ist in eine falsche Beurteilung des Verhältnisses des Subjekts zu den Objekten verrannt. Allerdings liegt die eigenartige Stellung des Subjekts darin, daß in ihm zu den Einflüssen der Objekte noch etwas hinzukommt, was sein Wirken mitbestimmt; aber diese bedeutungsvolle Hinzufügung hat mit den Abstraktionen gar nichts zu tun, sondern stellt sich als Gefühl dar, in dem sowohl die Erscheinungen als auch die Abstraktionen wurzeln.

Der Realismus wirft dem Idealismus vor, daß er, wegen der Bestreitung von Dingen an sich, die Außenwelt zum Bewußtseinsprodukt des Subjekts macht; denn da alles, was existiert, Bewußtseinsinhalt ist, so muß es — scheint's! — in einem mit Bewußtsein begabten Subjekt sich vorfinden und kann demnach nur ein Traum, eine Halluzination desselben sein (illusionistischer Standpunkt, Solipsismus). Aber dieser Vorwurf ist nicht berechtigt, wenngleich auch — siehe unten — der Solipsismus zu Recht besteht. Er entspringt einer falschen Beurteilung des Bewußtseins, welches nichts gesondert von den Erscheinungen Gegebenes ist, ebensowenig wie ein Raum ohne

räumliche Inhalte existiert, sondern nur eine Summe von Bewußtseinsinhalten, die man besser Bewußtseinsteile nennt, darstellt. Also existieren die Erscheinungen nicht innerhalb unseres Bewußtseins, sondern unser Bewußtsein existiert nur nach Maßgabe der Erscheinungen (und Begriffe), die uns bewußt sind, und es repräsentiert demnach nur einen verschwindend geringen Teil des in der Welt vorhandenen Bewußtseins, dessen Existenz eine durchaus reale ist, aber nicht etwa, weil ihm in seinen einzelnen Teilen (Erscheinungen) Dinge an sich zu Grunde liegen, sondern weil es eben überhaupt nichts anderes als Bewußtsein gibt. Neben dem Bewußtseinskomplex, den ich meinen eigenen nenne, gibt es noch unendlich viele andere, die alle ebenso existieren wie mein eigener, wenn sie auch für mich im gegebenen Zeitmoment nicht existieren.*)

Wenn nun aber mein Bewußtseinskomplex nur ein Teil des existierenden Bewußtseins ist, wieso kann man dann die Ansicht vertreten, daß der Solipsimus, den auch die meisten Idealisten verwerfen, zu Recht besteht? Die Antwort folgt aus der Tatsache, daß es Bewußtseinsinhalte verschiedener Art — ganz abgesehen von den Abstraktionen, deren Beziehung zu den Erscheinungen in Abschnitt *C* zu erörtern sein wird — gibt. Die Erscheinungen sind Zerstreuungsprodukte von Bewußtseinsinhalten ganz anderer Beschaffenheit, und zwar der Gefühle. Im Gefühl ist es sogar möglich, wie wir sehen werden, das Gesamtbewußtsein der Welt zu sammeln, und die Bedeutung des Subjekts liegt eben in dieser Möglichkeit der Bewußtseinskonzentration durch das Gefühl. Das Subjekt kann unter bestimmten Bedingungen den solipsistischen Zustand realisieren. Wiederum zur Realisierung ist es nur befähigt durch den Besitz des Nervensystems, dessen centrale Stellung in uns der centralen Stellung des Subjekts in der Welt, wie sie eben der Solipsismus voraussetzt und wie sie tatsächlich besteht, entspricht. Wir sind als Subjekte unvergleichbar den Objekten, denen wir doch als Erscheinungen gleich sind, da wir durch Vermittlung des Nervensystems eine exzeptionelle Stellung der Welt gegenüber einzunehmen,

---

*) Man schließt auch deshalb auf außerbewußte Dinge an sich, weil scheinbar ein und derselbe Gegenstand in zahlreichen Bewußtseinen enthalten ist. Indessen sind die Bewußtseinsinhalte verschiedener Subjekte nie identische, da die räumliche oder zeitliche Position der Subjekte immer eine verschiedene sein muß. Dennoch ist in diesen differenten Bewußtseinsinhalten etwas Gleichartiges enthalten, das aber nicht Dingen an sich, sondern andersartigen Bewußtseinsinhalten, den Gefühlen, entspricht, wie im folgenden dargelegt werden wird.

sie zwar nicht nach Gutdünken zu lenken, aber in uns einzuverleiben und somit doch in gewisser Hinsicht über sie zu verfügen vermögen. — Um dieser wichtigsten aller Fragen näher treten zu können, gilt es zunächst die Außenwelt auf ihre Beschaffenheit zu prüfen, da wir derart erst die volle wissenschaftliche Ausrüstung zur Erforschung des Seinsgrundes gewinnen.

Im Kap. 1 wurde gesagt, daß wir bei der Untersuchung der verschiedenen Stoffe deren Konstanten (Systemsbedingungen) ableiten und außerdem auf ein Wirkungsvermögen (Kraft, Energie) schließen. Weder die Konstanten noch das Wirkungsvermögen nehmen wir wahr. In ihnen kann sich also das Wesen einer Erscheinung, der wir ja doch als Teil unseres Bewußtseins reale Existenz zuschreiben müssen, nicht erschöpfen; vielmehr ist die eigentliche Realität durch den Stoff bedingt, der aber keine metaphysische, von unserem Bewußtsein unabhängige Materie (Ding an sich) vorstellt, vielmehr nicht allein Bewußtseinsinhalt, sondern auch, wie wir unter *C* sehen werden, Bewußtseinsprodukt ist. Diese Anschauungsweise steht mit der naiven des philosophisch ungeschulten Beobachters durchaus im Einklang und wurde angebahnt durch die unter *A* gewürdigte bedeutungsvolle Erkenntnis, daß zwischen Wahrnehmung und Erscheinung gar kein Unterschied besteht, vielmehr beide ein und dasselbe sind. Der transzendentale Realismus bestreitet dagegen die Realität des Stoffes und sieht in diesem nur eine bewußtheitliche Zutat zu den Dingen an sich, die direkt nicht wahrgenommen werden können und die er mit den Konstanten (unbewußte Vorstellungen v. Hartmanns) identifiziert. Er knüpft dabei an die Ansichten Platos über das Wesen der Dinge an, auf welche daher hier und unter *C* einzugehen ist.

Plato war der erste, welcher der Welt mehrere differente Prinzipien zu Grunde legte. Er unterschied vor allem die Substanzialität des Systems als Idee vom Material oder Stoff, in dem sich die Idee ausprägt und dessen Anundfürsichsein oder eigentliche Wesenheit sie darstellen soll. Die platonischen Ideen repräsentieren die Urbilder oder beharrenden Muster der Einzeldinge und werden deshalb auch „universalia ante rem" genannt; sie sollen übersinnlich und unsichtbar, nur denkbar, mit den Gedanken erfaßbar (νοούμενα) sein; doch ist die Möglichkeit sie anzuschauen unter gewissen Bedingungen gegeben (siehe unter *C*). Als konstante Regeln und Normen stehen sie über dem Wechsel, der die Materie beherrscht und durch das Prinzip der absoluten Veränderung bedingt ist. Dies Prinzip entspricht unserem Wirkungsvermögen; die sich stetig verändernde

Materie repräsentiert die Erscheinungen und in den Ideen sind die Summen von Konstanten oder Systemsbedingungen (Systeme), die jede Erscheinung charakterisieren, zu erkennen.

Nach PLATO existieren in Wirklichkeit nur die Ideen, während die Erscheinungen gewissermaßen Schattenbilder derselben sind, die von ihnen nur eine höchst unvollkommene Vorstellung gewähren. Es leuchtet ein, daß diese Beurteilung der Ideen sie metaphysischen Dingen an sich zum Verwechseln ähnlich machen würde, wenn nicht PLATO sie mit den Sokratischen Begriffen identifiziert und als bloßes Wissen der Personen, zugleich auch, wie bemerkt, ihre Anschaulichkeit unter bestimmten Bedingungen für möglich erklärt hätte. Immerhin gibt es in der Platonischen Lehre Widersprüche, da die Ideen vor den Dingen existieren sollen, was mit ihrer Natur als Bewußtseinsinhalte nicht wohl vereinbar erscheint. E. v. HARTMANN verwertete sie deshalb auch für seinen Realismus und identifizierte sie mit seinen unbewußten Vorstellungen, die neben dem unbewußten Willen das „eigentlich Überseiende, welches alles Seiende ist" repräsentieren und als Attribute des „All-Einen-Unbewußten", des absoluten Geistes oder der identischen Substanz (SPINOZA) gedeutet werden. Nach v. HARTMANN ist das Bewußtsein nur die Möglichkeit der Emanzipation des Intellekts vom Willen, während es für den transzendentalen Idealismus der Seinsgrund selbst ist. Man ersieht aus dem Mitgeteilten, daß zwei einander so entgegenstehende Theorien, wie der Idealismus und Realismus, beide aus der Platonischen Lehre für sich Nutzen ziehen, und zwar erklärt sich das einzig und allein aus der fragwürdigen Natur der Ideen, über die in erster Linie Klarheit angestrebt werden muß. SCHOPENHAUER hat sich in dieser Hinsicht bemüht und versucht, die Beziehung der Ideen zu den Erscheinungen genauer zu ermitteln. Er ging dabei von der künstlerischen Betrachtung der Objekte aus, die er als direkte Anschauung der Ideen glaubte deuten zu dürfen. Da uns seine Darlegungen, wenn auch nicht Klarheit über das Wesen der Ideen, so doch Einsicht in die wahre Bedeutung der Gefühle, geben werden, so muß ich hier näher auf sie eingehen und werde die wichtigste diesbezügliche Mitteilung SCHOPENHAUERS wörtlich zum Abdruck bringen. SCHOPENHAUER sagt (Welt als Wille und Vorstellung, Bd. 1, pag. 244):

„Wenn man, durch die Kraft des Geistes gehoben, die gewöhnliche Betrachtungsart der Dinge fahren läßt, aufhört, nur ihren Relationen zueinander, deren letztes Ziel immer die Relation zum eigenen Willen ist, am Leitfaden der Gestaltungen des Satzes vom Grunde, nachzugehen, also nicht mehr das Wo, das Wann, das Warum und das Wozu an den Dingen betrachtet; sondern einzig und allein das

Was; auch nicht das abstrakte Denken, die Begriffe der Vernunft, das Bewußtsein einnehmen läßt; sondern, statt alles dieses, die ganze Macht seines Geistes der Anschauung hingibt, sich ganz in sie versenkt und das ganze Bewußtsein ausfüllen läßt durch die ruhige Kontemplation des gerade gegenwärtigen natürlichen Gegenstandes, sei es eine Landschaft, ein Baum, ein Fels, ein Gebäude oder was auch immer; indem man, nach einer sinnvollen deutschen Redensart, sich gänzlich in diesen Gegenstand verliert, d. h. eben sein Individuum, seinen Willen, vergißt und nur noch als reines Subjekt, als klarer Spiegel des Objekts bestehend bleibt; so, daß es ist, als ob der Gegenstand allein da wäre, ohne jemanden, der ihn wahrnimmt, und man also nicht mehr den Anschauenden von der Anschauung trennen kann, sondern beide Eines geworden sind, indem das ganze Bewußtsein von einem einzigen anschaulichen Bilde gänzlich gefüllt und eingenommen ist; wenn also solchermaßen das Objekt aus aller Relation zum Willen getreten ist; dann ist, was also erkannt wird, nicht mehr das einzelne Ding als solches; sondern es ist die Idee, die ewige Form, die unmittelbare Objektivität des Willens auf dieser Stufe: und eben dadurch ist zugleich der in dieser Anschauung Begriffene nicht mehr Individuum: denn das Individuum hat sich eben in solche Anschauung verloren: sondern er ist reines, willenloses, schmerzloses, zeitloses Subjekt der Erkenntnis."

In diesem auch sprachlich wunderbaren, inhaltreichen Satze wird gesagt, daß wir die Ideen direkt anzuschauen vermögen, wenn wir alle kausalen Beziehungen der Außenwelt zu uns bei ihrer Betrachtung eliminieren. Wir sind dann nicht mehr wir selbst, sondern ein andersartiges Subjekt, das willenlos und zeitlos über der Welt schwebt, wir sind, wie SCHOPENHAUER sagt, reines Subjekt der Erkenntnis. Dem, was uns sonst so real erscheint, kommt dann nur „eine scheinbare, traumartige Existenz" zu. „Dann wird man einsehen, wie die eine und selbe Idee sich in so vielen Erscheinungen offenbart und den erkennenden Individuen ihr Wesen nur stückweise, eine Seite nach der anderen, darbietet." SCHOPENHAUER sucht das an Beispielen deutlicher zu machen, von denen eines angeführt sei. „Das Eis an der Fensterscheibe schießt an nach den Gesetzen der Krystallisation, die das Wesen der hier hervortretenden Naturkraft offenbaren, die Idee darstellen; aber die Bäume und Blumen, die es dabei bildet, sind unwesentlich und nur für uns da." Es geht aus diesem Beispiel klar hervor, daß SCHOPENHAUER unter den Ideen die Konstanten meint, von denen hier geredet wurde. Allerdings weicht er von den Ansichten PLATOS ab, wenn er die Anschauung der Ideen als das Wesen der Kunst betrachtet, da PLATO gerade im Gegenteil die Kunst mit den Einzel-

dingen beschäftigt glaubte. In diesem Punkte haben, wie ich glaube, weder PLATO noch SCHOPENHAUER völlig recht; ihre Urteile sind beide nur zum Teil richtig, lassen sich aber von einem anderen Standpunkte aus in gewisser Hinsicht vereinigen. PLATO hat darin recht, daß die Begriffe, als welche wir die Ideen erkennen werden (siehe unter *C*), in der Kunst, soweit sie sich mit der Außenwelt befaßt, nicht dargestellt werden, sondern daß das Kunstwerk einer konkreten Erscheinung nachgebildet wird. SCHOPENHAUER hat jedoch insofern recht, als sich in der einfachen Wiedergabe der Erscheinungen die künstlerische Tätigkeit nicht erschöpft, sondern ein Mehr zum Ausdruck bringt, das eben nur dem Künstler voll und ganz zugänglich ist. Dieses Mehr stellt aber nicht die Idee dar, sondern einen Stimmungsgehalt, der weder mit den Gedanken erfaßt, noch mit den Augen angeschaut werden kann und uns nur durch das Gefühl zugänglich ist, der aber eine so innige Beziehung zu der angeschauten Erscheinung (oder auch zu dem gedachten Begriff, siehe später) ermöglicht, daß sich daraus völlige Wesensidentität derselben mit uns ergibt und somit die künstlerische Betrachtungsweise die erschöpfendste ist, die wir kennen.

Dieser Gedanke muß weiter ausgeführt werden. Die gewöhnliche Betrachtung der Dinge nimmt sie, als was sie sich darbieten, nämlich als Erscheinungen, und frägt nicht danach, ob zwischen ihnen und uns irgend welche versteckten, inneren Beziehungen vorliegen. Die künstlerische Betrachtung gibt sich jedoch damit nicht zufrieden. Sie entdeckt in den Dingen einen Stimmungsgehalt von eigenartiger Färbung, der je nach der Spezies der Dinge charakteristisch verschieden ist und sich im Beschauer als Gefühlston kundgibt. Je stärker dieser Gefühlston sich in uns bemerkbar macht, desto mehr gehen wir in der Betrachtung auf und verlieren dabei zugleich das Interesse für andere Erscheinungen, was sich so weit steigern kann, daß für uns eben nichts anderes da ist als der angeschaute Gegenstand, an welchem uns aber die Einzelform insofern gleichgültig bleibt, als wir in jedem anderen der gleichen Art auch denselben Stimmungsgehalt entdecken. Es wird uns also dabei etwas offenbar, was sich in der individuellen Erscheinung nicht erschöpft, sondern allen Erscheinungen einer Art zu Grunde liegt. Ist unser Gefühl bei der Betrachtung besonders intensiv, so verschwindet vor unseren Augen überhaupt die Form oder wir schließen die Augen von selbst, um im Gefühl nicht durch die Anschauung der Form gestört zu werden; das also, was das künstlerische Schauen charakterisiert, kann nicht, wie

SCHOPENHAUER will, die Wahrnehmung von etwas eigenartigem Formalen, sondern nur die Empfindung von etwas Gestaltlosem sein, das in uns und in dem angeschauten Ding ein und dasselbe ist und das wir auch als seinen intensiven Gehalt oder kurz als seine Intensität bezeichnen können.

Die künstlerische Betrachtung verschafft uns ein Verständnis des innersten Wesens der Dinge, doch ist es eigentlich gar kein Verständnis oder, wie SCHOPENHAUER sagt: eine Erkenntnis, was wir gewinnen und was uns den Zustand der Betrachtung so genußreich macht, sondern es ist ein Gefühl, in dem wir uns mit den Dingen direkt identifizieren. Der Künstler versenkt sich in das Objekt, angezogen von einer eigentümlichen Empfindung,*) die immer reiner und intensiver hervortritt, je mehr er sich in die Betrachtung verliert und die von dem Objekt auszugehen scheint, während sie doch in ihm selbst sich äußert. Er beachtet oder weiß nicht, daß das Objekt als Erscheinung einen Teil seines extensiven Bewußtseins repräsentiert; aber er ist sich unmittelbar darüber gewiß, daß das, was er empfindet, obgleich es scheinbar im Objekt gelegen ist, sein Eigentum vorstellt, so daß er, nach vollständiger Besitzergreifung, es der stofflichen Reproduktion einzuverleiben vermag und dadurch deren große Wirkung auf die Beschauer erzielt. Er drückt im Kunstwerk aus, was er empfunden hat, und je stärker die Empfindung war, desto stärkere Wirkung wird sein Werk erzielen. Wir finden dann in ihm nicht allein die dargestellte Erscheinung, sondern auch den Künstler selbst, wenigstens in Hinsicht auf gewisse Gefühle, die sein eigen sind und die er in die Erscheinung hineingelegt hat. Daß er sie aber hineinlegen konnte und daß wir diese Betrachtungsweise nicht nur für richtig, sondern sogar für notwendig zur erschöpfenden Darstellung der Dinge erklären, das entspringt unserer, bei den weitaus meisten Menschen allerdings nur ahnungsvoll oder instinktiv zu nennenden Überzeugung, daß sich in den Erscheinungen doch mehr ausdrückt als bloße Form und Wirkung, da sie ja, ebenso wie wir selbst, Subjekte sind, denen Gefühle zu grunde liegen. Da nun aber in den Gefühlen ein direktes Inbeziehungtreten zu den Erscheinungen möglich ist, wie eben die künstlerische Betrachtungsweise, die wir als Gefühlsbetrachtung**) bezeichnen können, lehrt, so sind die Intensitäten als der in allen Erscheinungen einer Art identische Wesenskern, der zugleich in gewisser Einschränkung unseren Wesenskern repräsen-

*) Empfindung hier im Sinne von Gefühl, nicht von Wahrnehmung gebraucht.

**) Auf die Beziehung der Kunst zu den Gefühlen hat besonders TOLSTOI hingewiesen.

tiert, aufzufassen. Daher sage ich, im Gegensatz zu SCHOPENHAUER, daß das von ihm als Wesen der Kunst betrachtete Sichverlieren in den Gegenständen gerade ein in den Gegenständen Sichselberfinden ist. Der Künstler nimmt auf die energischeste Weise Besitz von der Welt, aber nicht, indem er sie begehrt, sondern indem er sich mit ihr dem Wesen nach identifiziert.

Wie aber ist er dazu im stande? Wir sahen im Kap. 11 *B*, daß die Gefühle im Centrum der psychischen Vorgänge stehen, deren rezeptorische Hälfte von den Wahrnehmungen oder Begriffen, deren effektorische Hälfte von den Äußerungen des Wirkungsvermögens gebildet wird. In dem Gefühl berühren sich beide direkt; die Wahrnehmung geht mit dem Wirkungsvermögen, das ja durch sie ausgelöst wird, eine enge Verbindung ein, wird dadurch ihres äußerlichen, extensiven Charakters beraubt und zugleich mit dem Wirkungsvermögen aufgehoben; an beider Stelle tritt das Gefühl. Je stärker das Gefühl, um so inniger die Verbindung oder, was dasselbe heißt, um so mehr werden sowohl Wahrnehmung als auch Wirkungsvermögen in uns festgehalten, während bei schwachem Gefühl die Verbindung eine wenig innige ist und sofort der Trieb*) keimt, der sich nach außen wendet. Die Produktion eines intensiven Gefühlstones wird aber nur durch besondere Veranlagung des Chemismus ermöglicht, die es gestattet, daß die in Erregung versetzten Biomoleküle der in Frage kommenden Gehirnbahnen sich dem Reiz in einer Weise anpassen, welche sie zunächst der Fähigkeit beraubt, auf andere Reize zu reagieren. Je stärker die Abänderung des Chemismus, desto mehr wird die Rückkehr in den Normalzustand erschwert, woraus sich ein, wenn auch nur kurzes Verharren im Eindruck, was ja die künstlerische Gefühlsbetrachtung charakterisiert, ableitet. Diese Chemismusabänderung hat, wie ich, um Verwechslungen vorzubeugen, hervorheben möchte, nichts mit der Reizspeicherung in den

*) Nur durch Beziehung zum Gefühl erklärt sich der triebartige Charakter unserer Handlungen, der scheinbar ihre Unabhängigkeit von der Außenwelt erweist, weil dem unbedeutendsten Reiz ein starker Trieb entsprechen kann. Aber die Intensität unserer Handlungen bemißt sich nur nach der Stärke der in uns ausgelösten Gefühle, nicht nach der Stärke der Reize; je größer die Abänderung des Chemismus, desto gewaltiger auch der Trieb; der Reiz versinkt gewissermaßen in dem Abgrund der latent vorhandenen Gefühle und je tiefer er sinkt, also je gewaltigere Gefühle er auslöst, mit desto größerer Gewalt sprudelt dann der Trieb hervor und versetzt uns in heftigen momentanen Affekt oder zeugt eine andauernde Stimmung, die später bei anderen, weniger bedeutungsvollen Reizen die Willensäußerungen mitbestimmt.

Gedächtnisergatiden (siehe Kap. 10 *B*) zu tun; sie vollzieht sich vielmehr zweifellos in den Neurofibrillen selbst, wie ja vor allem daraus mit Sicherheit hervorgeht, daß wir unter dem Einfluß der Gefühle unempfindlich für neue Reize werden. Wir finden also in unserem Organismus die physischen Bedingungen für die hier besprochenen psychischen Phänomene, was deren Beurteilung nur zu stützen vermag; es wird übrigens weiter unten darauf zurückzukommen sein.

Man könnte nun die Meinung äußern, daß der im Gefühl in uns sich kundgebende intensive (Stimmungs-)Gehalt der Erscheinungen deren Idee repräsentiere, da beide ja unräumlich, also unvorstellbar sind und die Intensität, wie es auch für die Ideen angenommen wird, in den Erscheinungen nur ihren formalen Ausdruck gewinnt, d. h. objektiviert wird. Indem ich die Entscheidung über diese Frage vorderhand noch offen lasse und betreffs derselben auf Abschnitt *C* verweise, möchte ich hier zunächst noch in der Erörterung der Beziehungen zwischen Außenwelt und Subjekt fortfahren, um die Berechtigung des Solipsismus darlegen zu können. Für mich gilt es nach dem Vorgetragenen als erwiesen, daß die qualitativen Gefühle identisch sind mit den Intensitäten der verschiedenen Erscheinungsarten und somit deren eigentlichen Wesenskern ausmachen, der in den Dingen und in uns identisch ist. In der Gefühlsbetrachtung haben wir das Mittel, uns dieser Identität direkt bewußt zu werden; wir sammeln hierbei im Gefühl einen Teil unseres extensiven Bewußtseinsinhaltes, der, obgleich an unsere Existenz gebunden und unser eigenes Produkt (siehe unter *C*), doch nicht unser wahres Eigentum ist, in intensiver Form in uns und machen ihn dadurch in der Tat zu unserem Besitz, der überhaupt der einzig mögliche ist, den es in Wahrheit gibt, da nur das, was im Gefühl enthalten ist, dem Wirkungsvermögen nicht mehr untersteht und uns somit nicht ohne weiteres entrissen werden kann. Der Künstler sieht in den Dingen formal zwar nichts anderes als jeder andere Mensch auch, aber er empfindet stärker bei der Betrachtung, holt mehr aus den Gegenständen heraus oder, wie man auch sagen kann, trägt mehr in sie hinein, er subjektiviert und verinnerlicht sie, stimmt sie auf sich oder sich auf sie ab und es offenbart sich ihm derart in den Gegenständen etwas der oberflächlichen Betrachtung leicht entgehendes, wohl aber ihr nie ganz fehlendes Element in besonders eindringlicher Weise, das ihn zur künstlerischen Wiedergabe befähigt. Dies subjektive Element ist bei jedem Künstler etwas verschieden, denn jeder sieht die Welt auf Grund seines be-

sonderen Chemismus anders an; daher die oft auffallend verschiedene Darstellung derselben Dinge bei verschiedenen Künstlern. Trotzdem bedeutet aber das, was aus den Dingen herausgeholt oder in sie hineingelegt wird, so ganz das eigentliche Wesen der Dinge, ihren Charakter, daß es bei Betrachtung eines Kunstwerkes gleichsam ist, als schauten wir tiefer als sonst und als eröffne sich die Perspektive in ein geheimnisvolles Reich, in welchem die als Gefühle zu deutenden Intensitäten, denen etwas Mystisches, weil nicht direkt Wahrnehmbares und begrifflich Analysierbares anhaftet, verborgen sind. Dabei ist durchaus nicht nötig, daß die Wiedergabe der Dinge im Kunstwerk, die ja überhaupt gegenüber der Erscheinung selbst eine äußerst unvollkommene sein muß, den Stempel formaler Naturtreue an sich trägt; vielmehr kommt alles nur auf die Wiedergabe des Charakters an, die oft durch Übertreibung mancher Einzelheiten (Stilisierungen, Rhythmik) gefördert wird.

Vom hier vertretenen Standpunkte aus erweist sich auch die Musik als echte Kunst, welche die Gefühle zum Ausdruck zu bringen sucht, da sie, allerdings eindringlicher als die Baukunst, Malerei und Poesie, Stimmungen mitteilt; während SCHOPENHAUER in ihr eine Kunst ganz für sich sah, die die unmittelbare Objektivation des Willens darstellen sollte. Indessen bliebe bei solcher Beurteilung die ungeheuer mannigfaltige Ausdrucksweise der Musik ganz unverständlich, da das Wirkungsvermögen immer ein und dasselbe ist und seine besondere Färbung nur durch die Realitäten erhält, an denen es sich äußert. Während wir bei Betrachtung von Bauwerken, Statuen und Gemälden die Stimmung von im Raum vor uns ausgebreiteten Kunstwerken empfinden, wird in der Musik ein Stimmungsgehalt zeitlich in eine Tonfolge aufgelöst; aber weil es sich doch dabei um eine Summe von Perzeptionen handelt, die wir nur nicht, auf Grund unvollkommener Organisation, zu einheitlichen Gehörsvorstellungen verbinden können, wie das Nebeneinander räumlicher Wahrnehmungen zu umfangreichen Gesichtsvorstellungen, so leitet sich aus diesem Mangel durchaus kein prinzipieller Unterschied der Kunstwerke ab. Wären wir entsprechend organisiert, so würde uns ein Musikstück seinem ganzen Umfange nach, als momentan zu perzipierende Einheit gegeben sein und daraus seine Gleichwertigkeit mit anderen Kunstwerken ohne weiteres folgen. Es sei übrigens bemerkt, daß in der Oper der Versuch gemacht ist, das Disparate beider Ausdrucksweisen in einem Kunstwerk höchster Art zu verbinden (R. WAGNER) und daß hier noch lange nicht das Bedeutendste erreicht erscheint.

Wenn uns so in den Gefühlen, welche die Wahrnehmungen begleiten, das eigentliche Wesen der Dinge direkt bewußt wird und wir uns überzeugen können, daß den verschiedenen Dingen verschiedene Gefühle entsprechen, die genauer zu bezeichnen wir meist gar nicht fähig sind, da dazu unsere ganz anderen Zwecken dienende Sprache ein viel zu rohes unvollkommenes Werkzeug vorstellt; so taucht die Frage auf, welcher Art denn eigentlich der spezifische intensive Gehalt des Menschen ist, d. h. in welchen Gefühlen er sich erschöpft. Es ist klar, daß einer je niedrigeren Objektivationsstufe ein Ding entspricht, um so leichter sein Stimmungsgehalt zu erschöpfen ist. Das gilt für leblose Gegenstände, auch für Pflanzen. Schwieriger im Kunstwerk wiederzugeben sind Tiere, am schwierigsten der Mensch. Genauer betrachtet, handelt es sich dabei eigentlich nicht um Schwierigkeiten, sondern um Möglichkeit und Unmöglichkeit; denn ein Künstler, der Stillleben oder Landschaften meisterhaft malt, kann ganz unfähig sein, ein Tier oder gar einen Menschen darzustellen, da ihm die Kraft des Gefühles fehlt, die nötig ist, um das Wesen jener erschöpfend zu erfassen. Nirgends zeigt sich die Begrenzung künstlerischer Fähigkeit deutlicher als bei Versuchen, lebende, handelnde Wesen darzustellen; wenn ein Tier gelingt, gelingt noch lange nicht ein Mensch und in der Darstellung menschlicher Charaktere sind auch wieder mannigfaltige Beschränkungen nachweisbar. Der Künstler kann eben nur das darstellen, wozu ihn die Disposition seines Chemismus befähigt.

Ganz klar ist, daß die Gefühlsbetrachtung je nach den Menschen, die als Kunstobjekt dienen, sehr verschiedene Charakterwerte feststellt und also auch die intimste Kenntnis eines einzelnen Menschen nicht den in allen Menschen sich objektivierenden Stimmungsgehalt erschöpft. Der menschlichen Charaktere sind so viele und sich scheinbar so sehr widersprechende, daß der Gedanke einer allen Menschen zu Grunde liegenden Intensität auf den ersten Blick hin direkt absurd erscheint. Welches ist denn der Idealmensch, in dem das menschliche Wesen ganz zum Ausdruck kommt? Die Beantwortung dieser Frage ist zwar schwierig, aber sie ist doch möglich und vor allem ist sie notwendig, wenn die Berechtigung des solipsistischen Standpunktes dargetan werden soll. Im Charakter wurzelt unser Tun; da nun die Charaktere der Menschen verschiedenartige sind, so läßt sich schließen, daß die eigentliche Wurzel menschlichen Seins, in der die Widersprüche sich auflösen, außerordentlich tief liegt und einem so gewaltigen Gefühl entspricht, das nur ganz ausnahmsweise ein Chemismus es durch das bedeutendste Abänderungsvermögen zu erschöpfen vermag.

Jede Wahrnehmung ist mit einem Gefühl verbunden, da eben dem perzipierten Objekt eine Intensität zu Grunde liegt, die uns im Gefühl bewußt wird. Aber nicht alle Gefühle entspringen Wahrnehmungen oder, was dasselbe heißt, den Erinnerungen an diese; vielmehr sind auch die Begriffe, wenngleich nicht für alle Menschen, von Gefühlen begleitet, woraus sich z. B. für den Maler die allegorische Darstellung ableitet. In der Poesie, besonders in der Dramatik, spielt die Gefühlsbetrachtung der Begriffe die Hauptrolle; aber wenn schon die künstlerische Wiedergabe der Erscheinungen selten eine vollkommene ist, weil die Abänderungsfähigkeit des Chemismus, die sie voraussetzt, nur relativ wenigen Menschen zukommt, so ist die erschöpfende Darstellung von Abstraktionen noch weit seltener, da sie eine in Hinsicht auf den Chemismus ganz ungewöhnlich veranlagte Natur fordert. Denn wie im Begriff eine Fülle von Wahrnehmungen enthalten ist, so umfaßt das entsprechende Gefühl eine große Summe untergeordneter Gefühle, die wir zu eins verdichten. Je umfassender die Begriffe, um so gewaltigere Gefühle entsprechen ihnen. Man kann (siehe unter *C*) die Begriffe höhere Erscheinungsformen nennen, die, wenn sie auch der sinnlichen Einkleidung entbehren, doch gern von uns mit einer solchen ausgestattet, also körperlich vorgestellt werden und sich dann als Dämonen, Geister, Teufel, Engel, Götter u. s. w. darstellen. Nicht der stofflose Begriff repräsentiert das wahre Wesen eines Dinges, vielmehr suchen wir selbst die Begriffe um einer ihnen zu Grunde liegenden Intensität willen, die sich in einem bestimmten Gefühl offenbart, zu verdinglichen. Der Erdgeist verkörpert uns die Erde, die nicht Vorstellung, sondern nur Begriff ist; der Teufel ist der verkörperte Begriff der Verneinung; für die Schönheit, Wahrheit, Gerechtigkeit u. s. w. schaffen wir uns Idealgestalten; die höchste synthetische Zusammenfassung aller Begriffe in den Begriff des Weltalls verkörpert die Gestalt eines persönlichen Gottes und ihr entspricht ein Gefühl von solcher Kraft und Breite, daß es alle anderen Gefühle verschlingt. Da wir den Gottesbegriff zu denken vermögen, so erscheint auch die Möglichkeit, das göttliche Wesen zu empfinden, gegeben und es kann für mich gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Person des vollkommenen Menschen mit der konstruierten Gestalt Gottes identisch ist, was ja auch von Schelling, Feuerbach u. a. schon ausgesprochen wurde.

Das höchste und letzte Ziel der menschlichen Existenz ist, alle Intensitäten in uns zu finden. Dazu gehört allerdings eine eminente Veranlagung des Chemismus, die es ermöglicht, daß alle Wahrnehmungen und Begriffe zu vollen Gefühlen

werden. Beispiel eines Idealmenschen (auch Gottmensch zu nennen) war Buddha, der durch Vermittlung des größten Intellekts alles wahrhaft Dauernde in sich sammelte. Indem er die Intensitäten in sich konzentrierte, ward für ihn der ganze Bewußtseinsinhalt der Welt zum einheitlichen Gottesgefühl, in dessen Besitz er sich zugleich den Zustand vollkommener Freiheit erwarb. In dieser Hinsicht ist folgendes zu bemerken. Frei sein heißt von der Außenwelt unabhängig sein. Es unterliegt zwar keinem Zweifel, daß ein Handeln aus eigener Initiative, unabhängig von äußeren und inneren Reizen, unmöglich ist; nicht unmöglich ist aber ein Verharren im Eindruck, wodurch wir gegen andere Eindrücke unempfindlich werden. Durch volle Hingabe an die Gefühle vermögen wir, wie bereits weiter oben dargelegt ward, ein solches Verharren zu erzielen, bis neue Reize so starke andersartige Gefühle in uns erwecken, daß wir gewissermaßen gewaltsam unserer Hingabe an ein bestimmtes Objekt entrissen werden. Während der Hingabe waren wir willensfrei, da wir in einem durch den Willen herbeigeführten Zustand verharrten und von diesem nicht ohne weiteres loskamen; wir befanden uns zwar in einer Zwangslage, diese erschien uns aber, weil ausschließlich durch unsere eigene Fähigkeit bedingt, als ein wunderbarer, beglückender Freiheitszustand.

Je stärker die Gefühle, um so größer auch die zeitweise Unabhängigkeit von der Welt, besonders dann, wenn wir uns der Gefühlsbetrachtung der Begriffe hingeben, die scheinbar in uns und also gar nicht in der Welt sind (siehe jedoch unter *C*). In den starken Gefühlen zerrinnt das Leben, das dabei doch eigentlich überhaupt erst ganz genossen wird. Das wahre Leben ist kein Aufgehen im kausalen Energiestrom, der die Erscheinungen beherrscht, sondern im Gegenteil ein Insichfesthalten des Stromes, was durchaus nicht bloß bildlich, sondern im vollen Sinne des Wortes zu verstehen ist. Denn je mehr wir in der Gefühlsbetrachtung unseres Selbsts leben, desto öfter entäußern wir uns des Willens, da der weitgehend abgeänderte Chemismus nur unter beträchtlichem Energieaufwand, was direkt schmerzhaft wirken kann, wieder in den Ausgangszustand zurückkehrt und überhaupt während der Veränderung nicht oder nur schwer auf äußere Einflüsse zu reagieren vermag. Während beim Künstler nur der Chemismus gewisser Nervenbahnen des Gehirns beeinflußt wird, scheint beim Fanatiker, der ganz in der Gefühlsbetrachtung aufgeht, die Chemismusänderung weitere Gebiete zu umfassen, woraus sich die langandauernde Unempfindlichkeit ableitet, die, wie die Beispiele der Märtyrer zeigen, sich sogar so weit steigern kann, daß der qualvollste Tod im Bann der Ekstase ohne Schmerzempfindung erduldet wird.

Nicht der Wille macht den Schmerz erträglich, sondern gerade der Mangel an Willen. So ergibt sich das Paradoxon, daß der zum höchsten Leben, d. h. zum stärksten Gefühl befähigte Mensch dem Tode am nächsten steht, da er sich für Reize unempfindlich machen kann. Es ist für ihn sogar möglich, sein Gefühl ganz vom sogenannten Leben, in dem es keine Steigerung mehr erfahren kann, freizumachen, also den Körper, dies wertlos gewordene Werkzeug, durch Verharren im Gefühl abzutöten und so ins Nirwana, aus dem es keine Rückkehr mehr in die Welt der Erscheinungen gibt, einzugehen.

Im vorstehenden wurde zu zeigen versucht, daß der Solipsismus, welcher, als Konsequenz des Idealismus, nicht allein die ausschließliche Existenz der Welt im Bewußtsein, sondern ihre Existenz ausschließlich in unserem eigenen Bewußtsein behauptet, vollkommen zu Recht besteht, insofern nämlich, als es durch Vermittlung des Gefühls in der Tat möglich ist, das gesamte*) Bewußtsein der Welt in uns zu sammeln (solipsistischer Gefühlszustand). Indem wir uns der Gefühlsbetrachtung hingeben, werden uns die intensiven Gehalte der Welt, die durch das Wirkungsvermögen in die Erscheinungen zersplittert wird, direkt als Gefühle offenbar, deren Identität in uns und in den Objekten wir unmittelbar gewiß sind, und als stärkstes Gefühl offenbart sich das mit dem Gottesbegriff verbundene, welches das Gesamtbewußtsein der Welt umschließt. Zur Gefühlsbetrachtung sind wir durch den Besitz des Nervensystems befähigt, dessen wesentliche Bedeutung allein darin liegt, uns von der Außenwelt unabhängig zu machen, was nicht etwa durch die Bildung abstrakter Sammelbegriffe, sondern einzig und allein durch das Gefühl möglich ist. Das Gefühl gestattet uns, im Eindruck zu verweilen, und befreit demnach zeitweise, gewöhnlich nur momentweise, von der wechselnden Flucht der Erscheinungen.

Gäbe es keine Intensitäten, so wären zwar vielleicht Erscheinungen möglich, sie würden aber nichts Übereinstimmendes an sich haben und somit würde die Welt immer ein differentes Aussehen zeigen. Eine Gegenüberstellung von Subjekt und Objekt entfiele, denn sie entspringt nur unserer intensiven Veranlagung, welche uns aufs sicherste belehrt, daß wir mehr sind als bloße Erscheinungen. Wir würden auch kein Nervensystem besitzen, dessen Bedeutung allein im Inbeziehungsetzen der Erscheinungen zu unserem Gefühl, mit anderen Worten: zu unserem Ich, liegt. In unserem Gefühl

*) Siehe jedoch den Schluß von *C.*

wurzelt unser Ich,*) das in Abrede stellen so viel heißt, als die Erscheinungswelt für ein wüstes Chaos von zwecklosen Bildern, für die keinerlei Gesetze bestehen, zu erklären. Wenn MACH schreibt: „Ich empfand plötzlich die müßige Rolle, welche das ‚Ding an sich' spielt. An einem heiteren Sommertage im Freien erschien mir einmal die Welt samt meinem Ich als eine zusammenhängende Masse von Empfindungen, nur im Ich stärker zusammenhängend"; so bestreitet er damit nicht allein die unmöglichen „Dinge an sich" der Realisten, sondern, indem ihm die Welt gewissermaßen — nach dem geistvollen Wort eines mir bekannten Forschers — zum formlosen Strudelteig wird, auch die intensiven Gehalte, deren Existenz in unserem Bewußtsein allerdings nicht einem jeden bekannt sein kann, da es hierzu der besonderen Veranlagung bedarf, die aber nichtsdestoweniger doch das eigentliche Wesen der Welt vorstellen, woran für den gemütlich reich Veranlagten gar kein Zweifel möglich ist. Nach MACH ist das Ich unrettbar; er sagt in der Analyse der Empfindungen, pag. 3, daß er sich als Mann nicht mehr mit sich als Knaben zu identifizieren vermöge. Dem läßt sich erwidern, daß andere sich in allen Zuständen ihres Lebens vollkommen identisch wissen, und zwar auf Grund ihres Gefühls, in dem sie sich ihres Ichs sicher sind.

C. Noch ein Beweis des Solipsismus.

Im letzten Abschnitt versuchte ich darzutun, daß die intensiven Gehalte der Dinge in unserem Bewußtsein als Gefühle gegeben sind und daß höchstveranlagte Menschen durch Gefühlsbetrachtung die ganze Welt in ihrem Bewußtsein zu finden vermögen, wodurch der solipsistische Standpunkt realisiert erscheint. Noch von anderer Seite ergibt sich ein Beweis dafür, daß die Welt in unserem intensiven Bewußtsein enthalten ist. Wir hatten in Kap. 9 u. 10 gefunden, daß Reifung der Biomoleküle auf äußere oder innere Reifungsreize hin erfolgt. Als äußerer Reiz wurde die Einflußnahme der Außenwelt auf unseren Körper bezeichnet, die z. B. zur Erzeugung der Erinnerungsbilder notwendig erschien. Innere Reize spielen bei der Entwicklung die wesentliche Rolle und ergeben sich aus der Empfindlichkeit aller Biomoleküle für Veränderungen am Keim; sie erweisen sich auch als Ursache für die Entstehung der Lenkbilder (Kap. 11 *C*), durch welche die Reflexe und Instinkte überhaupt erst möglich werden, und es ergab sich dabei die sonderbare Tatsache, daß die Lenkbilder,

*) Auch TH. ZIEGLER leitet die Berechtigung zur Annahme eines Ichs aus dem Gefühl ab, das er die psychische Betätigungsweise des Menschen gegenüber den Reizen, die Behauptung des Selbsts nennt; er identifiziert daher — und mit Recht! — Selbstbewußtsein mit Selbstgefühl.

obgleich sie nicht durch die Außenwelt bedingt sind, doch nur in Hinsicht auf die Außenwelt Bedeutung besitzen, also durchaus den Erinnerungsbildern gleichwertig sind. Man hat nun allerdings die Meinung geäußert, daß die Entstehung der Instinkte und Reflexe durch natürliche Zuchtwahl erklärt werden könne, was in unsere Sprache übersetzt heißen würde, daß aus einem reichen zufälligen Angebot differenter Lenkbilder durch den Kampf ums Dasein die besten ausgewählt und derart nur die Individuen mit günstigen Bildern erhalten bleiben würden. Die völlige Wertlosigkeit dieser Hypothese hier ausführlicher nachzuweisen, ist um so weniger nötig, als im folgenden Erscheinungen diskutiert werden sollen, die auf das evidenteste die Gleichwertigkeit der inneren mit den äußeren Reizen lehren und aus denen hervorgeht, daß es äußere Reize überhaupt nicht gibt, da die Außenwelt unser Produkt ist.

Erinnerungsbilder kommen durch Reize, welche auf das Nervensystem einwirken, zu stande. Sie stellen sich als Abbilder von Erscheinungen dar, zeigen aber, im Vergleich zu den Urbildern, wie wir zunächst die Erscheinungen nennen wollen, geringe Deutlichkeit. Unter Umständen gewinnen sie jedoch an Lebhaftigkeit, wie z. B. im Traum, dessen Gestalten für uns volle Lebenswahrheit besitzen, oder bei der Hypnose, die dem Schlaf und deren Sinnestäuschungen den Träumen entsprechen. Wodurch sich die Deutlichkeit der Traumbilder erklärt, ist bis jetzt nicht bekannt; als Ursache dürfte wohl die im Schlafen gegebene Disposition des Nervensystems anzusehen sein, die wesentlich von der im Wachen abweicht. Im Schlaf, besonders wenn er tief ist, ist die Empfindlichkeit des Organismus herabgesetzt. Wir hören nicht das Schlagen der Uhren, die Stimmen im gleichen Zimmer sprechender Personen und andere Geräusche; Berührungen werden nicht empfunden, auch sehen wir bei Schlaf mit offenen Augen nichts. Kurz das Realitätsbild der Welt, wie ich mich ausdrücken will, ist ausgelöscht. Diese Anästhesie, die auch durch Schlafmittel herbeigeführt werden kann, tritt gewöhnlich bei Ermüdung und Erschöpfung ein, also bei Anhäufung von Zerfallsprodukten in den Organen, die lähmend wirken, ferner bei Mangel an disponiblen Energievorräten (siehe Kap. 6 *D*, Schluß); indessen vermögen wir auch zu schlafen, wenn wir nicht müde oder erschöpft sind, und umgekehrt bedingt Ermüdung und Erschöpfung nicht notwendigerweise Schlaf, so daß in beiden nur begünstigende Vorbedingungen, nicht die eigentlichen Ursachen des Schlafes zu sehen sind. Auf die wahren Ursachen weist vor allem die Wirkung der Schlafmittel hin, die als Gifte (siehe über Giftwirkung im Kapitel 11 *B*) den Chemismus des Nervensystems verändern; somit

wird jedenfalls auch die normale Ursache des Schlafes in einer Chemismusänderung zu suchen sein. Da wir wissen, daß solche Änderungen durch Energiezufuhr und bei bestimmter Reizung eintreten und da im Schlafe Erholung eintritt, also während desselben kein Energieverbrauch im Nervensystem, soweit nicht Träume in Betracht kommen, statthat; so ergibt sich als sehr wahrscheinlich, daß der Schlaf sich vom Wachen wie ein Ruhezustand vom Tätigkeitszustand unterscheidet. Die Herabsetzung des Tätigkeitszustandes auf den Nullpunkt oder die Herbeiführung des Schlafes dürfte vielleicht auf der Ausschaltung der Hilfsgruppen in den Nervenmolekülen, auf Grund eines bestimmten Schlafreizes, beruhen. Die Abänderung des Chemismus, welche den einzelnen Perzeptionen entspricht, ist ja nur durch Vermittlung der Hilfsgruppen, welche Atmungsenergie zuführen, möglich; wenn nun diese Energiezufuhr durch Abänderung der Hilfsgruppen aufgehoben wird, so sind die Moleküle unvermögend auf Reize zu reagieren und die Unempfindlichkeit der vom Schlafreiz gelähmten*) Teile des Nervensystems ist ohne weiteres gegeben. Man kann sagen, daß die Anhäufung von Ermüdungsstoffen oder umgekehrt der Mangel an Nährstoffen die Auslösung des Schlafreizes begünstigt; es können aber stärkere Reize den Schlafreiz aufheben und die Funktion trotz der Ermüdung, beziehentlich unter Zufuhr von Nährstoffen auf Kosten anderer Organe, erzwingen.

Nun ist aber im Schlaf nicht alle Tätigkeit des Nervensystems aufgehoben, vielmehr träumen wir mehr oder weniger lebhaft, d. h. wir beschäftigen uns mit unseren Erinnerungsbildern (und daraus abgeleiteten Begriffen), wie ja übrigens auch am Tage, nur liegt der bemerkenswerte Unterschied vor, daß, während die Erinnerungsbilder beim Wachen nur eine gewissermaßen schemenartige, unsinnliche Beschaffenheit aufweisen, sie beim Träumen die Deutlichkeit der Erscheinungen annehmen, also Realitätswert gewinnen. Die vermutliche Ursache dieser Differenz dürfte aus dem Folgenden hervorgehen, das zugleich die wahre Bedeutung der Erinnerungsbilder darlegt. Es ist nicht zu bezweifeln (siehe später), daß unser Bewußtsein die Erscheinungen selbst produziert, woraus sich ableitet, daß auch die Erinnerungsbilder unser eigenes Produkt sind. Man sollte nun meinen, daß eigentlich Erscheinungen und Erinnerungsbilder ein und dasselbe seien, wofür die vollkommene formale Identität der letzteren mit den ersteren, wenn sie, wie im Traum und bei Halluzinationen, Realitäts-

*) Auch von WUNDT wird der Schlaf auf Hemmungsreize zurückgeführt, doch macht er keine speziellere Angabe über die Wirkung dieser Reize. Ob ein Schlafcentrum im Hirn, wie WUNDT meint, als Regulationspunkt der Hemmungen angenommen werden muß, bleibt offene Frage.

wert annehmen, spricht. Dennoch besitzen die Erscheinungen eine ganz andere Art der Realität, da sie nicht immer zur Verfügung stehen, was dagegen für die Erinnerungsbilder gilt; da sie ferner stets in gesetzmäßigem Zusammenhang mit anderen Erscheinungen, also an einem bestimmten Ort im Raume, auftreten, während die Erinnerungsbilder eine solche Abhängigkeit nicht zeigen, und da sie, was das Wesentliche ist, eine stoffliche Beschaffenheit besitzen. Daher können Erscheinungen und Erinnerungsbilder, obgleich sie beide aus unserem intensiven Bewußtseinsinhalt (siehe unten) herausprojiziert werden, nicht dieselben Dinge sein, wenn sie auch die innigsten Beziehungen zueinander aufweisen.

Der Unterschied besteht darin, daß die Erscheinungen Bewußtseinselemente der drei räumlichen Dimensionen, dagegen die Erinnerungsbilder Elemente der Zeit sind. Schon FECHNER hat die Zeit als vierte Dimension aufgefaßt, die jedoch keine räumliche ist und deren Inhalte wir deshalb nicht direkt anzuschauen vermögen. Daher das Schemenhafte der Erinnerungsbilder, welche gewissermaßen jenen Teil der Erscheinungen vorstellen, der aus dem Raum in die Zeit hineinragt, etwa ebenso wie die Maße eines Würfels aus der zweiten Dimension, welcher eine beliebige Grenzfläche angehört, in die dritte körperliche Dimension sich hinein erstreckt. Wären wir vollkommener organisiert, so würden die Erinnerungsbilder die gleiche Lebenswahrheit wie die Erscheinungen besitzen und mit diesen zusammen zu höheren, für uns eben unvorstellbaren Gebilden verschmelzen. Entsprechend unserer gegebenen Organisation können aber die Erinnerungsbilder, also die Zeitbilder, nicht gleichzeitig mit den Erscheinungen oder Raumbildern vollen Realitätswert gewinnen, sondern nur alternierend; die Raumbilder existieren für uns nur im Wachzustand, die Zeitbilder nur im Schlafzustand als Wirklichkeiten. Daraus ist zu schließen, daß, wie im Schlafzustand die Perzeptibilität für die räumlichen Erscheinungen aufgehoben ist, im Wachzustand die Perzeptibilität für die Zeitbilder, wenn auch nicht aufgehoben, so doch stark herabgesetzt ist, also auch für jene Teile des Nervensystems, an welche die Erinnerungsbilder gebunden sind, Hemmungsreize vorliegen, die den Chemismus in seiner Leistungsfähigkeit beeinflussen.

Abnormalerweise erlangen jedoch auch die Zeitbilder im Wachen Realitätswert und werden dann als Halluzinationen, wenn sie ganz isoliert hervortreten, oder als Illusionen, wenn sie an eine Erscheinung anknüpfen und, mit ihr verschmelzend, sie umgestalten oder, wie man sagt, verfälschen, bezeichnet. Auch Träume können in den Wachzustand hinüberreichen, wenn sie unser Gemüt besonders

stark erregen; dabei ist besonders beachtenswert, daß die real erscheinenden Zeitbilder nicht an die Stelle der Erscheinungen treten, und überhaupt, wenn auch das Aussehen, doch nicht die Beschaffenheit von Körpern haben, daher außerhalb des Raumes, der von den stofflichen Erscheinungen eingenommen wird, stehen und nur fälschlicherweise in diesen hineinversetzt werden. Wir können durch die Halluzination hindurch die Erscheinungen wahrnehmen, worauf besonders WUNDT (Phys. Psychologie, II p. 531) aufmerksam macht. Als Ursache des halluzinatorischen und illusorischen Sehens ist wohl eine abnormale Steigerung der Nerventätigkeit anzusehen, die entweder durch Erkrankung oder starke Gemütsbewegung zu stande kommt. Bei Geisteskranken ist halluzinatorisches Sehen und Hören etc. sehr allgemein verbreitet.

Hier ist nun auch auf die so überaus bedeutungsvolle Frage nach dem Wesen der Begriffe einzugehen. Ich nannte sie im Abschnitt *B* Erscheinungen höherer Art, die jedoch der sinnlichen Einkleidung entbehren. Man stellt sie den Erscheinungen als etwas aus ihnen Abgeleitetes, ganz Andersartiges (Abstraktionen) gegenüber, indessen, wie ich glaube, durchaus mit Unrecht. Allerdings sind sie andersartig, aber doch wohl nur auf Grund unserer unvollkommenen Organisation. Es gilt für sie in verstärktem Maße, was für die Erinnerungsbilder gesagt wurde. Sie sind Synthesen der Zeitbilder und als solche etwas Höheres, Umfassenderes als diese. Man kann die Zeitbilder auch Individualbegriffe nennen, in denen die Erscheinungen ihre Anschaulichkeit nur in geringem Maße, ja in den Halluzinationen gar nicht eingebüßt haben, wenn auch ihre Beschaffenheit eine unstoffliche ist. In den eigentlichen (Art-, Gattungs- und höheren Sammel-) Begriffen handelt es sich jedoch um Synthesen von Erscheinungsgruppen*) oder gar von an den Erscheinungen sich ausprägenden Qualitäten*), die für uns ganz unvorstellbar (siehe jedoch unten) sind und daher auch der schattenhaften Realität der Zeitbilder entbehren. Je umfassender der Begriff, um so mehr schwindet an ihm alles Konkrete, das den niederen Begriffsstufen noch anhaftet. Immerhin wären Wesen denkbar, welche auch die höheren Begriffe anzuschauen vermöchten, die uns also in der Organisation weit übertreffen würden, da wir uns über Begriffe nur sukzessive durch die Sprache zu verständigen vermögen. Für diese Wesen würde sich ohne weiteres ergeben, daß die Begriffe ebenso als Wirklichkeiten in der Welt exi-

*) Richtiger um Synthesen von den Zeitbildern der entsprechenden Erscheinungsgruppen und -qualitäten.

stieren, wie die Erscheinungen des dreidimensionalen Raumes und also keinen Gegensatz zu diesen, vielmehr nur deren zeitliche Ergänzung repräsentieren. Wir sind daher zu sagen berechtigt: die Welt als extensive Bewußtseinssumme besteht aus Erscheinungen und Begriffen, welch letztere als eine höhere unanschauliche Art der Zeitbilder gedeutet werden müssen.

Die eben angenommenen höher organisierten Wesen, welche die Begriffe direkt anzuschauen vermöchten, dürften wir in Ausnahmsfällen selbst sein. Hier endlich kommen wir zur Erörterung des wahren Wesens der Ideen (siehe unter *B*), die nach Plato die ewigen Muster oder Urbilder der Dinge, deren eigentliches Sein, vorstellen und normalerweise bloßes Wissen der Personen sind, ausnahmsweise jedoch auch durch die Seele, wenn sie sich von der Erscheinungswelt abwendet, sozusagen mit den inneren Augen, angeschaut werden können. Plato ging bei der Aufstellung der Ideen von den sokratischen Begriffen aus, die jedoch nach ihm nicht bloße Abstraktionen aus den Erscheinungen wie bei Sokrates sind, sondern Realität, allerdings eigener Art, besitzen, und die wir nur auf Grund unvollkommener Organisation nicht wahrzunehmen vermögen. Wie man sieht, deckt sich diese Anschauung vollkommen mit der oben geäußerten, welche in den Begriffen Zeitbilder unsinnlicher Art sieht; eine Anschauung, die in Hinsicht auf die Ableitung der extensiven Bewußtseinsinhalte, zu welchen auch die Begriffe zu rechnen sind, aus den intensiven Bewußtseinsinhalten (Gefühlen, siehe unten), durch Zersplitterung derselben, als die einzig berechtigte aufgefaßt werden muß. Auch Schopenhauer vertritt die Anschaulichkeit der Ideen, deren Identität mit den Begriffen er allerdings, eben dieser möglichen Anschaulichkeit wegen, bestreitet. Selbst Plato hat die Identifikation dadurch erschwert, daß er die Realität der Ideen als die eigentlich wirkliche, die der Erscheinungen jedoch nur als eine scheinbare auffaßte. Er hat diese seine Ansicht in dem berühmten Gleichnis von der Höhle dargelegt, das ich hier nach Schopenhauer zitiere. Er sagt: „Solange wir auf die Wahrnehmung der Dinge dieser Welt beschränkt sind, gleichen wir Menschen, die in einer finsteren Höhle so fest gebunden sitzen, daß sie auch den Kopf nicht drehen können und nichts sehen, als beim Lichte eines hinter ihnen brennenden Feuers, an der Wand ihnen gegenüber, die Schattenbilder wirklicher Dinge, welche zwischen ihnen und dem Feuer vorübergeführt werden, und auch sogar voneinander, ja jeder von sich selbst, eben nur Schatten auf jener Wand. Ihre Weisheit aber ist, die aus Erfahrung erlernte Reihenfolge jener Schatten vorherzusagen. Was nun hingegen allein wahrhaft seiend

genannt werden kann, weil es immer ist, aber nie wird, noch vergeht: das sind die realen Urbilder jener Schattenbilder: es sind die ewigen Ideen, die Urformen der Dinge." Er sagt ferner, daß, wenn zufällig einer der Höhlenbewohner seine Fesseln sprengen könnte und den Weg zum Lichte fände, seine Augen zunächst geblendet sein würden; daß er jedoch, bei Gewöhnung an das Licht, die wahren Wesenheiten als solche erkennen und bemerken würde, daß das, was er in der Höhle gesehen, nur Schattenbilder des Wirklichen sind.

An dieser Anschauung erscheint mir, obgleich ich ihr hinsichtlich der realen Existenz der Begriffe (Ideen) in der Zeit und ihrer möglichen Anschaulichkeit unter besonderen Organisationsbedingungen (Begriffshalluzination) zustimme, doch ein Grundgedanke unhaltbar, nämlich der, daß die Erscheinungen nur Schattenbilder der Begriffe und letztere das wahrhaft Seiende vorstellen sollen. Dieser Gedanke vor allem hat die Verwirrung verschuldet, welche hinsichtlich der Deutung der Ideen besteht und sie auch für den Realismus verwertbar macht. Die Existenz der Begriffe ist allerdings von der der Erscheinungen unabhängig, weil eben die Begriffe nicht dem Raum, sondern der Zeit angehören, was besonders in Hinsicht auf die Individualbegriffe (Zeitbilder) aus den noch weiter unten mitzuteilenden Tatsachen hervorgeht; aber gleich unabhängig ist auch die Existenz der Erscheinungen von der der Begriffe, denn beide sind eben gar nicht durch einander bedingt, ebensowenig wie eindimensionale Gebilde durch zwei- oder dreidimensionale bedingt sind. Die Grenzfläche eines Würfels existiert für sich ebenso wie seine ganze Masse; sie ist für uns nur auf Grund unserer eigenartigen Organisation nicht gesondert, wie überhaupt keine Fläche, vorstellbar. Ebenso existiert ein realer Würfel selbständig innerhalb des Würfelbegriffs und könnte von uns auch nicht vom letzteren gesondert wahrgenommen werden, wenn wir Begriffe überhaupt und gleichzeitig mit den Erscheinungen anzuschauen vermöchten, was jedoch nicht der Fall ist. Nur in dieser Weise darf, wie mir scheint, das Wesen der Begriffe beurteilt werden.

Daher komme ich zu dem Schlusse, daß die Ideen nichts anderes als Begriffe, aber als solche ebensowenig bloße Abstraktionen der Dinge, als die Dinge bloße Schattenbilder der Ideen sind. Die Ideen wurzeln in den Erscheinungen, insofern es Begriffe von etwas, das nicht in irgend einer Weise, als Erscheinung oder Erscheinungsqualität im Raume vorkommt, nicht gibt; aber sie sind von ganz anderer Bedeutung, da sie der Zeit angehören und, wenn auch unter gewissen Bedingungen, wenigstens soweit die Individualbegriffe in Betracht kommen,

vorstellbar, doch keine stoffliche Beschaffenheit besitzen. Die Erscheinungen wiederum sind gewissermaßen nur Ausschnitte der Begriffe, aber sie haben vor diesen die räumliche Realität voraus, welche auch angeschauten Individualbegriffen nicht zukommt, da diese als Halluzinationen nicht die Stelle der Erscheinungen einnehmen, vielmehr nur neben ihnen, also eben nicht im Raume, existieren. Ideen (Begriffe) und Erscheinungen sind nichts als extensive Ausdrucksweisen von Intensitäten, die weder angeschaut noch gedacht werden können und denen allein die höhere Art der Realität zukommt, welche PLATO den Ideen zuschrieb. Nur die Intensitäten sind wahrhaft seiend und können deshalb mit dem Feuer vor der Höhle im Platonischen Gleichnis verglichen werden. Die zwischen dem Feuer und der Höhlenwand einhergehenden Ideen sind aber nicht die Ursachen der Schattenbilder, welche die in der Höhle gefesselten Beschauer wahrnehmen, sondern repräsentieren mit den Schattenbildern insgesamt die Gefühlsobjektivationen, von denen aber nur bestimmte Teile für die Beschauer wahrnehmbar sind. Die nicht wahrnehmbaren, in der Zeit gelegenen Teile der Objektivationen erscheinen, weil weit umfassendere, inhaltreichere Gebilde, als Muster oder als für die wissenschaftliche Forschung zum Verständnis unentbehrliche Systemsbedingungen der Erscheinungen, aber keinesfalls als deren Ursachen. Sie können daher auch nicht das sein, was der Künstler bei seiner intensiven Betrachtung der Dinge in diesen, als für den normalen Menschen nicht ohne weiteres gegeben, auffindet (gegen SCHOPENHAUER), sondern sie sind für sich selbst Kunstobjekte, aber nur dann, wenn sich in ihnen Individualbegriffe (Zeitbilder) zu höheren Einheiten zusammenfügen.

Man hat besonders daran Anstoß genommen, daß die Ideen, in welchen ja die Begriffe nicht zu verkennen sind, ewige sein und bereits vor den Erscheinungen existieren sollen (universalia ante rem). In der Tat, wenn man den Begriffen reale Existenz abspricht und sie nur als Gedankendinge auffaßt, die aus den Erscheinungen abstrahiert werden, gewissermaßen wie man den Saft aus der Zitrone quetscht, so muß die Platonische Lehre ganz unfaßbar erscheinen. Aber schon der im Lauf der letzten 25 Jahre geführte Nachweis, daß die Wahrnehmungen mit den Erscheinungen identisch sind, mußte die Vermutung nahe legen, daß auch die Begriffe ebensowenig wie die Wahrnehmungen nur in unserem Hirne spuken, sondern außerhalb desselben, nur für uns nicht anschaubar, ein reales Dasein führen, d. h. extensive Bewußtseinsinhalte sind. Auch die Erinnerungsbilder exi-

stieren, wie oben erwähnt wurde, außerhalb von uns, was im Traum und bei Halluzinationen besonders deutlich hervortritt, wobei sich zugleich erweist, daß sie, wenn auch scheinbar stofflich eingekleidet, doch nicht im gegebenen Raum zwischen die Erscheinungen gleichwertig eingefügt sind. Wenn nun also die Begriffe, gleich den Erinnerungsbildern, in der Zeit real existieren, so läßt sich folgern, daß eben, weil sie unzeitlich, d. h. nicht an einen bestimmten Zeitpunkt in ihrer Realisation gebunden sind, sie auch vor den Erscheinungen existierend gedacht werden können, was besagen will, daß wir sie zu denken vermögen, bevor die Erscheinungen, welche ihr räumliches Äquivalent sind, von uns wahrgenommen werden. Mehr kann damit nicht besagt werden; denn ebensowenig wie für uns eine Erscheinung existiert, wenn wir sie nicht sehen, existiert auch ein Begriff, den wir nicht denken, nicht und eine außerbewußte Existenz desselben anzunehmen, wäre um so mehr eine Ungereimtheit, als auch die Intensitäten, die als das wahre Wesen der Erscheinungen und Begriffe gelten müssen, nur innerhalb von unserem Bewußtsein, nicht außerhalb desselben, sich vorfinden. Das muß bei Beurteilung der Ideen ganz besonders beachtet werden und folgt von selbst aus der nicht zu umgehenden Annahme (siehe unten), daß die Ideen ebenso Intensitätsprodukte sind, wie die Erscheinungen, also diesen gegenüber keine besondere Selbständigkeit besitzen. Daß aber Begriffe vor den Erscheinungen gedacht werden können, diese Annahme wird uns vertrauter werden, wenn wir berücksichtigen, daß auch Erinnerungsbilder bereits vor den Erscheinungen in unserem Bewußtsein aufzutreten vermögen. Das letztere ist eine unleugbare Tatsache und soll im folgenden näher behandelt werden.

Die Halluzinationen, Illusionen und Träume stellen, wie wir sahen, Zeitbilder mit Realitätswert vor. Bei dieser Erklärung taucht von selbst die Frage auf: wenn wir in den Zeitbildern, die ja mit den Erinnerungsbildern identisch sind, den zeitlichen Anteil extensiver Bewußtseinsinhalte, die vierdimensionale Verlängerung der Erscheinungen (Raumbilder) in die Zukunft hinein, vor uns haben, ist es dann nicht möglich, daß wir auch Verlängerungen in die Vergangenheit hinein in unserem Bewußtsein auffinden und dementsprechend die Zukunft voraussehen? Daß das in der Tat möglich ist, dafür liegen als Beweise eine Unzahl von Angaben vor, deren Richtigkeit allerdings von den meisten Forschern angefochten wird. Nach den unten zu entwickelnden Anschauungen ist letztere jedoch, wenn vielleicht auch für viele Beispiele, doch bei weitem nicht für alle anzuzweifeln

und man kann daher jeden, der das Vorhersehen eines Ereignisses für unmöglich hält, weniger schroff als SCHOPENHAUER, der ihn einen Ignoranten nennt, als einen Dogmatiker bezeichnen, der gewissen herrschenden Ansichten zulieb das Tatsachenmaterial mit scheelen Augen betrachtet und keiner näheren Prüfung würdigt. Aber nicht allein ein zeitliches Vorhersehen gibt es, sondern auch ein räumliches Fernsehen, die beide sich aus der gleichen Wurzel ableiten und beide die normalen, unserem Intellekt gesetzten Schranken überschreiten. Das „Gesicht“ eines fern von uns, aber gleichzeitig sich abspielenden Ereignisses repräsentiert ebenso ein Zeitbild, wie das eines später eintretenden Vorganges, woraus besonders klar hervorgeht, daß Existenz in der Zeit nicht dasselbe ist wie Existenz im Raum und daß von einem Bedingtsein des einen durch das andere nicht die Rede sein kann, Raumbilder und Zeitbilder vielmehr nebeneinander sind. Ich will die zeitlichen und räumlichen Gesichte hier als Selbstbilder bezeichnen, für die es besonders charakteristisch ist, daß ihre Produktion durch das Subjekt selbst erfolgt, was zwar eigentlich für alle Raum- und Zeitbilder überhaupt gilt (siehe unten), aber bei diesen doch nicht so ohne weiteres klar hervortritt. Die Selbstbilder sind den Lenkbildern vergleichbar, die im Kapitel 11 unter *C* geschildert wurden und deren Bedeutung darin besteht, daß sie völlig unabhängig von der Außenwelt bei der Entwicklung auftreten, aber doch nur in Hinsicht auf die Außenwelt für den Organismus, den sie zu Reflex- und Instinkthandlungen befähigen, von Bedeutung sind. Hier ist es klar, daß der Organismus der Realisierung der Außenwelt vorgreift, denn die Lenkbilder sind identisch mit später sich realisierenden Raumbildern. Als Entstehungsursache der Lenkbilder fanden wir innere Reize, welche ja allgemein für die Reifung der Biomoleküle von größter Bedeutung sind und sich aus der Einflußnahme der Moleküle aufeinander, entsprechend den im Ei gegebenen Anlagen, ableiten. Der sich entwickelnde Keim bringt seine Anlagen durch Vermittlung der in den Molekülen sich betätigenden vitalen Energie, welche die Anwesenheit der Anlagen als Reiz empfindet, zur Entfaltung. So können wir auch direkt annehmen, daß die Entstehung der Selbstbilder Folge innerer Reize ist, die sich aus der Anwesenheit gegebener Anlagen ableiten.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich hier kurz zwei Selbstbilder von besonderer Berühmtheit. Weit bekannt sind die Gesichte SWEDENBORGS, die KANT in seinen Träumen eines Geistersehers bespricht, vor allem das Gesicht des Brandes von Stockholm im Jahre 1756, das SWEDENBORG in Gothenburg hatte. Bekannt ist auch das Gesicht GOETHES, der auf seinem Ritt von Sesenheim nach Straßburg,

als er sich von der Geliebten getrennt hatte, sich selbst die gleiche Strecke, aber in umgekehrter Richtung und in anderer Kleidung, wie es tatsächlich acht Jahre später eintraf, reitend sah. Auf weitere Beispiele sei hier verzichtet. — Als Hellsehen ist auch das Wahrträumen (Schopenhauer) zu bezeichnen; es besteht darin, daß man im Traum seine engere oder weitere Umgebung und was darin vorgeht, sowie auch Ereignisse, die erst kommen werden, wahrnimmt. Das Sehen der Umgebung ist bei Nachtwandlern derart gesteigert, daß sie sich frei zu bewegen vermögen, dabei jedes Hindernis vermeiden, weite Wege gehen, an den gefährlichsten Abgründen klettern, auf den Dächern spazieren, auch ihre täglichen Geschäfte verrichten und sich doch im tiefsten Schlafe befinden. Somnambulen und Hypnotisierte sehen auch geschehene und kommende, sowie weit entfernt sich abspielende Ereignisse, die in gar keiner Beziehung zu ihnen selbst stehen; ihre Phantasie kann dabei von anderen Personen in der Periode der höchsten Steigerung ihres Zustandes in beliebiger Richtung gelenkt werden und ruft dieser Lenkung entsprechende Selbstbilder hervor. — Die bis jetzt erwähnten Selbstbilder sind sämtlich solche von Realitätswert und es ließen sich deren noch sehr viele anführen. Wir müssen aber bedenken, daß die Erinnerungsbilder nur selten Realitätswert gewinnen, ausgenommen im Traum, in dem wohl auch die Selbstbilder eine nicht unbedeutende Rolle spielen dürften. Jedoch im allgemeinen sind sie während des Wachzustandes nur von der bekannten geringen Deutlichkeit und Halluzinationen, sowie Illusionen, etwas sehr Seltenes; es darf daher wohl angenommen werden, daß auch die Selbstbilder eigentlich an und für sich ziemlich häufig sind, daß sie aber in weitaus den meisten Fällen nicht Realitätswert gewinnen und daher leicht unbeachtet bleiben. In dieser Hinsicht sind die Anzeichen, Ahnungen und anderen unbestimmten Eindrücke von fern oder später sich abspielenden Vorgängen zu nennen, denen irgend eine Bedeutung zuzuschreiben ja dem sogenannten exakten Forscher geradezu lächerlich erscheint, ohne daß sie indessen dadurch aus der Welt geschafft würden.

Schopenhauer nimmt als Ursache der Gesichte eine Erregung des Nervensystems unabhängig von der Materie, direkt durch den Willen, der ja nach ihm das innere metaphysische Wesen der Dinge repräsentiert und in allen Erscheinungen ein und derselbe ist, an. Indessen erscheint mir eine solche Annahme nicht notwendig; ich glaube vielmehr, wie bereits erwähnt, daß der Organismus die entsprechenden Reize sich selbst entnimmt. Schon mehrfach wurde gesagt, daß eine vorhandene Anlage als Betätigungsreiz wirkt (siehe vor allem im Kapitel 11 *B* das über die Spiele Gesagte). Es ist nun

bekannt, daß zum Hellsehen Personen, die gemütlich reich veranlagt sind, mehr neigen, als andere, bei denen das nicht der Fall ist, bei denen überhaupt alles sehr „natürlich“ zugeht. Die Fähigkeit des zweiten Gesichtes ist bei gewissen, vor allem nordischen Völkern (Schotten, Norweger), viel mehr verbreitet als bei uns; sie scheint auch zu manchen Zeiten stärker hervorzutreten als sonst und geradezu epidemisch grassieren zu können. Es wurde ferner dargelegt, daß künstlerische Betätigung eine besondere Gefühlsbegabung voraussetzt, die im Bewußtsein mehr enthalten zeigt, als aus dem Umfange der rein extensiven Bewußtseinsentfaltung hervorgeht. Diesen Differenzen in der intensiv bewußtheitlichen Veranlagung der verschiedenen Menschen trägt, obgleich die äußeren Lebensumstände recht verschiedene sein können, diese letztere Differenz doch entfernt nicht genügend Rechnung und es wird sich daher der Überschuß in der Veranlagung in einer Weise äußern müssen oder können, die die betreffenden Menschen als nicht völlig normal erscheinen läßt. Auch den Künstler hält man ja im allgemeinen nicht für normal, was in gewissem Sinne durchaus richtig ist, und die enge Verwandtschaft von Genie und Wahnsinn ist eine bekannte Tatsache. Reiche Gefühlsveranlagung findet ihre Befriedigung eben nicht im Aufgehen in der uns gegebenen Außenwelt und in der begrifflichen Erweiterung derselben; ihr sind Raum und Zeit hemmende Schranken, die sie in irgend einer Weise zu sprengen sucht, und das gelingt ihr um so leichter, als sie sich ja die Schranken selbst gesteckt, die Welt selbst produziert hat. Darauf ist nun im folgenden einzugehen.

Unsere Kenntnis der Welt ist eine räumlich und zeitlich beschränkte. In Raum und Zeit ist uns normalerweise nur eine bestimmte Summe von Realitäten (Extensitäten), als welche ich Erscheinungen und Begriffe auffasse, direkt gegeben. Wir sind damit nicht zufrieden und suchen die Summe nach allen Richtungen hin zu vermehren; in Hinsicht auf den Raum, indem wir unseren Standpunkt verändern und mit Fernrohren und Mikroskopen forschen, in Hinsicht auf die Zeit, indem wir Überlieferungen studieren und über die Zukunft uns den Kopf zerbrechen. Diese Bestrebungen können aber nicht aller Menschen Anlagen erschöpfen; die stärkere Veranlagung vermag entweder das Intensive im Extensiven zu entdecken (Gefühlsbetrachtung) oder Intensives in Extensives umzuwandeln. Das räumliche und zeitliche Hellsehen ist als Ausdrucksmittel vorhandener Gemütsanlagen anzusehen; dies scharf im Auge behalten, drängt sich die Überzeugung auf, daß auch die Existenz der Raum-

und Zeitbilder ganz im allgemeinen durch nichts anderes bedingt ist als gewissermaßen durch kontinuierliches Hellsehen, demnach durch Realisierung in uns d. h. im Gefühl vorhandener Anlagen.

Kann es denn überhaupt anders sein? Wenn die Erscheinungen mitsamt dem Wirkungsvermögen sich zum Gefühl, also in eine andere Bewußtseinsform zu verdichten vermögen; wenn ferner das Hellsehen nur durch Intensitätsrealisierung erklärt werden kann; so ist damit die Abhängigkeit der Extensitäten von den Intensitäten erwiesen und es ist gar nicht einzusehen, wie unsere Welt etwas anderes als unsere eigene Schöpfung sein sollte. Wenn auch bei den meisten Menschen nur die Betrachtung von wenig Dingen ein Gefühl erweckt, so gibt es doch sicher kein Ding, das nicht in irgend einem Menschen zum Gefühl würde, und sich dadurch als sein Produkt erweist. Ist aber unsere Welt unser Produkt, so ist der Solipsismus die einzig berechtigte Weltanschauung. Indem wir leben, d. h. indem das Wirkungsvermögen sich an unserem Gefühl betätigt, schaffen wir uns eine extensive Bewußtseinssumme, die eben das uns in Erscheinungsform gegebene Stück Welt, sowie die daran anknüpfenden Begriffe, repräsentiert.

Wie aber kommt es, daß uns von unserer Fähigkeit die Welt zu produzieren gar nichts unmittelbar bekannt ist und der Weg zum solipsistischen Standpunkt, auch von dem, der ihn auf Grund seines Chemismus zu gehen vermag, nur langsam schrittweise zurückgelegt wird? Daß wir bei klarem Bewußtsein der Realitäten uns mit unserem Gefühl abquälen und dieses nicht ohne weiteres in die richtige Beziehung zu jenen zu setzen vermögen? Daß uns bei der Geburt gewissermaßen momentan ein Stück Welt gegeben ist, bei dessen Wahrnehmung wir über keine intensive Empfindung verfügen? Daß doch auch die Tiere sich gemäß dem hier vertretenen Standpunkt die Welt selber schaffen und von Gefühl bei Tieren mit einiger Sicherheit überhaupt so gut wie nichts ausgesagt werden kann? Wenn auch die extensive Bewußtseinssumme der Tiere immer geringer wird, je niedriger organisiert die betreffenden Formen sind; wenn schon bei den meisten Säugern von Produktion anderer als Individualbegriffe (Zeitbilder) kaum geredet werden darf und die Unvollkommenheit der Sinnesorgane bei Avertebraten mit Sicherheit darauf schließen läßt, daß hier auch die Produktion von Erscheinungen eine wenig umfangreiche ist; wenn wir im allgemeinen sagen dürfen, daß ein Lebewesen nur Das als scharf umrissene Extensität produziert, was es auf Grund seiner Organisation als besondere Erscheinung wahrzunehmen vermag, und alles andere für es gar nicht existiert; so wird doch die Pro-

duktion auch des wenigen Realen bei einem niederen Lebewesen, dem wir Gefühle wohl mit Recht absprechen dürfen, uns noch weit unbegreiflicher erscheinen, als die Produktion unserer großen Extensitätssumme durch Wesen, bei denen die Möglichkeit, zum solipsistischen Gefühlszustand zu gelangen, immerhin gegeben ist.

Es scheint somit, daß in der Produktion der Extensitäten aus den Intensitäten ein weit größeres Rätsel liege, als in der Auffindung der Intensitäten in den Extensitäten. Daß wir in den Gefühlsabgrund der Welt hinabtauchen können, ist für den, der es eben vermag, eigentlich nicht überraschender als die Ausübung jeder anderen Fähigkeit, da es sich für ihn um bewußte Tätigkeit handelt; wenn uns aber jemand angesichts irgend welcher Erscheinungen sagt, daß wir diese aus unserem Gefühl herausproduziert haben sollen und wir uns, wie das ja im allgemeinen zutrifft, überhaupt keines Gefühls beim Anblick bewußt sind, so kommen wir wohl in Versuchung, ihm einfach ins Gesicht zu lachen. Indessen könnte uns der andere, nachdem wir uns ausgelacht haben, folgendes erwidern. Wir alle sind selbst Erscheinungen unter Erscheinungen und es verknüpfen uns die innigsten stofflichen Beziehungen; was heißt das? Es heißt, daß wir in ununterbrochener Produktion begriffen sind, also daß das Wirkungsvermögen rastlos in uns arbeitet; wenn aber das Wirkungsvermögen sich rührt, wie kann uns dann ein Gefühl bewußt sein, da die Gefühle doch durch jenes in Extensitäten zersplittert werden? Recht überlegt, können wir eigentlich überhaupt nicht erwarten, daß uns Gefühle von dem, was wir produzieren, gegeben sind, denn *die Extensität schließt die Intensität aus.* Daß es nun aber doch der Fall sein kann, hat zweifellos seinen Grund darin, *daß die vor uns entfaltete Erscheinung die ihr zu Grunde liegende Intensität nicht erschöpft, wir also unserem Produkt mit einem Gefühlsüberschuß gegenüber stehen, der uns auch zum Anlaß wird, im Produkt den intensiven Kern aufzusuchen.* Durch diese Beziehung eines Gefühlsüberschusses auf die einzelnen Erscheinungen wird uns die Eigenart des Gefühls überhaupt erst völlig klar bewußt; vorher ist zwar das Gefühl auch bereits in uns vorhanden, aber wir, die an das Extensive gewöhnt sind, wissen nichts Rechtes damit anzufangen und werden durch seine latente Anwesenheit nur beunruhigt. Könnten wir solch dunkel empfundenes Gefühl ohne weiteres realisieren, was bei hellseherisch veranlagten Leuten in beschränktem Maße der Fall ist, so würden wir uns von ihm befreien und unsere reale Bewußtseinssumme bereichern; ja es läßt sich behaupten, daß, wenn wir unsere gesamte intensive Veranlagung zu realisieren vermöchten, wir überhaupt von Gefühlen

frei bleiben würden. Der Mangel an starken Gefühlen, wie er so allgemein verbreitet ist, erklärt sich daraus, daß in unserer Intensität nur gerade das enthalten ist, was zur Extensitätsproduktion gebraucht wird, wir uns somit bei dieser erschöpfen und nicht zur Gefühlsbetrachtung angeregt werden. Mit dieser Auffassung stehen gewisse Erfahrungstatsachen gut im Einklang. Man findet häufig, daß intellektuell hochbegabte Menschen nicht besonders gemütstief veranlagt sind, während umgekehrt gemütlich reich veranlagte oft nur eine schwache Intelligenz besitzen. Bei Tieren erschöpft die produzierte extensive Bewußtseinssumme die intensive Veranlagung wohl zumeist ganz; immerhin läßt sich aus den Kunsttrieben mancher Formen auf ein Überwiegen der letzteren über die erstere schließen.

Somit komme ich zu dem Resultate, daß unsere Unkenntnis der Extensitätsproduktion aus dem primär vorhandenen Gefühl gar nichts Verwundernswertes an sich hat, sondern durchaus selbstverständlich ist, da das Intensitätsbewußtsein bei der Extensitätsproduktion aufgehoben wird. Das eigentlich Merkwürdige bleibt also nur die Möglichkeit der Gefühlsbetrachtung, durch welche das extensive Bewußtsein wieder aufgehoben werden kann. Wenn wir es recht bedenken, steht diese Frage im direkten Zusammenhang mit der anderen, wieso es kommt, daß in der Welt eine Entwicklung vom Einfachen zum Komplizierten statthat. Wir müssen als Weltanfang einen Zustand völliger Aufsplitterung des intensiven Bewußtseins in die einfachsten Extensitätsarten, in die Uratome (?), annehmen. Als Endzustand erscheint dagegen die Existenz von Realitäten, in welchen das gesamte intensive Bewußtsein sich zu sammeln vermag. Alles Geschehen, was sich zwischen beide Zustände einschiebt, ist ein finales, da es eindeutig gerichtet verläuft. Immer höhere Erscheinungstypen treten in der Welt hervor, denen ein immer reicheres intensives Bewußtsein zu Grunde liegt; beim Erscheinen der Lebewesen machte sich bereits ein Überschuß der Intensität über die in den Erscheinungen sich offenbarende Extensitätssumme geltend, da die Produktion von Zeitbildern, das Erinnerungsvermögen, welches die Reaktionen auf Reize mitbestimmt, wohl auch den niedersten Lebewesen zugeschrieben werden muß. Die höchstorganisierten Tiere sind jedenfalls auch zur Produktion empirischer Begriffe befähigt; zuletzt endlich kommt der Mensch, der nicht allein den Gottesbegriff zu denken, sondern sich auch, wenn entsprechend veranlagt, durch primär gegebenen Gefühlsüberschuß der Identität des Gefühls mit Extensität plus Wirkungsvermögen bewußt zu werden und derart alle Extensität in Intensität umzuwandeln vermag. Indem wir bei der Betrachtung einer Extensität, sei sie nun Erscheinung oder Begriff, einen Gefühls-

überschuß in uns finden, der identisch mit der intensiven Grundlage jener ist, vermögen wir auch die Extensität momentan selbst zu entwurzeln und ihr inneres Wesen in uns aufzunehmen; wir schaffen derart die Welt für uns aus der Welt, wir entwerten sie, da wahrer Wert allein dem unsterblichen Gefühl, nicht aber den Extensitäten zukommt.

Die Entwicklung der Welt vom Ausgangs- zum Endzustand, gewissermaßen von der Extensität zur Intensität, erscheint in ihren Ursachen rätselhaft, aber auch dieses Problem dünkt mich nicht unlösbar. Die Lösung ergibt sich aus der Doppelnatur der Extensitäten, an denen wir einen räumlichen und einen zeitlichen Anteil zu unterscheiden haben. Im Raum wie in der Zeit, beide gesondert betrachtet, gibt es nur ein Nebeneinander; im Raum ein Nebeneinander der Erscheinungen, in der Zeit ein Nebeneinander der Begriffe. Aber indem Raum und Zeit zueinander in Beziehung treten, oder, mit anderen Worten, indem ein und dieselbe Intensität in Raum und Zeit sich realisiert, ergibt sich ein Nacheinander der Erscheinungen in der Zeit. Es folgen sich differente räumliche Weltbilder, in denen die in der Zeit nebeneinander gelegenen Extensitäten nacheinander hervortreten, soweit das überhaupt möglich ist; die höheren Begriffe werden überhaupt niemals zu Erscheinungen. Wenn also ein Ausgangszustand von einfachster Beschaffenheit gegeben ist, so muß notwendigerweise eine sukzessive Entwicklung eintreten, da in der Zeit bereits alle Entwicklungsstadien enthalten sind, die sich aber nur in Abhängigkeit von den räumlichen Bedingungen zu Erscheinungen zu verkörpern vermögen. Diese Abhängigkeit verbietet ein anderes als sukzessives Hervortreten der ungleich veranlagten Intensitäten. Sie verbietet z. B. daß auf einem Weltkörper, solange er noch glühend flüssig ist, Lebewesen entstehen; sie gestattet überhaupt nur ein Fortschreiten vom Einfachen zum Komplizierten (siehe auch weiter unten) und in ihr ist deshalb die Erklärung dafür zu suchen, daß ein Ausgangszustand sowie ein Endzustand und zwischen beiden unzählige vermittelnde Übergangszustände von steigender Kompliziertheit zu unterscheiden sind. Derart bleibt als letztes Welträtsel, mit dem wir uns noch zu beschäftigen haben, allein die Tatsache übrig, daß es überhaupt Extensitäten, deren Aufhebung doch angestrebt wird, gibt. Diese Tatsache hingenommen, erklärt sich eigentlich der ganze Weltprozeß von selbst.

Auf die Frage, warum es überhaupt Extensitäten gibt, läßt sich vielleicht in folgender Weise antworten. Zunächst ist zu betonen, daß ohne Zweifel jede Extensität in einer bestimmten Menge

gegeben ist, der sowohl eine bestimmte Summe des Wirkungsvermögens, als auch der zu Grunde liegenden Intensität entspricht. Daß jede Extensität zugleich Realität, also Substanz ist, wurde bereits unter *A* dargelegt; es gibt keinen Unterschied von Wahrnehmung und Erscheinung, wie man früher annahm, wobei die erstere als unstofflicher Inhalt eines seiner Natur nach undefinierbaren Bewußtseins und die letztere als ein seinem wahren Wesen nach noch viel unfaßbareres metaphysisches Ding an sich aufgefaßt und somit glücklich alle Substanz aus der Welt geräumt wurde. Aber auch das Wirkungsvermögen ist kein leeres Denkschema (Kategorie), sondern als Bewußtseinsinhalt etwas Reales, das sich addieren und subtrahieren läßt, und daher muß es eigentlich als selbstverständlich erscheinen, daß auch das intensive Bewußtsein, in welchem sich Extensitäten und Wirkungsvermögen auf das innigste durchdringen und in ihrer Eigenart aufheben, eine Realität, wenn auch besonderer Art ist, bei der man ebenfalls von einem Mehr und Minder, wie ja schon oben geschah, reden kann. Wenn gesagt wurde, daß wir im solipsistischen Gefühlszustand die gesamte Intensität der Welt in uns vereinigen (Abschnitt *B*), so sollte das, wie hier hervorzuheben ist, nur heißen, daß wir von allen Intensitätsarten einen Teil in uns zu sammeln vermögen, weil eben die alles umfassende Gottesintensität sämtliche Unterintensitäten in sich begreift. Keineswegs sollte es heißen, daß die gesamte Weltintensitätsmenge unser eigen geworden sei, da das gleichbedeutend mit dem Weltende wäre. Denn nochmals betone ich: Extensität und Intensität schließen sich gegenseitig aus; was Extensität wurde, ist dem vorhandenen Intensitätsquantum geraubt. Daraus folgt, daß bei der Anhäufung von Intensität in uns diese letztere der Welt entzogen und derart die Produktion neuer Extensitäten eingeschränkt wird. Je mehr Intensität der extensiven Welt verloren geht, desto mehr wird diese gewissermaßen entleert und geschwächt. Die uns bei der Geburt mitgegebene, nicht objektivierte Intensitätsmenge kann man einem Magnet vergleichen, welcher weitere Mengen bei der Gefühlsbetrachtung an sich reißt, oder auch einem geheimen Schlund, der die extensive Welt in sich hinabschlingt. Im solipsistischen Zustand ist das Maß der uns möglichen Extensitätszerstörung erreicht und es ist klar, daß vielfache Wiederholung des solipsistischen Zustandes die ganze Welt aufzuheben vermag. Denn das im solipsistischen Gefühlszustand gesammelte Intensitätsquantum vermag sich, aus Gründen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, nicht mehr zu objektivieren.

Mit diesen Gedanken steht die Tatsache der zunehmenden Weltentropie im Einklang. Alle mechanische, chemische, elek-

trische, kurz alle arbeitsfähige Energie wird nach und nach ganz aus der Welt verschwinden; die Welt eilt dem Zustand voller Ruhe und Prozeßlosigkeit, welcher mit dem Weltende identisch ist, entgegen. Mit dem Verlust der wirkungsfähigen Energie soll jedoch nach der herrschenden Ansicht keine Aufhebung der Energie an sich verbunden sein, vielmehr glaubt man trotz der Entropiezunahme den Satz von der Erhaltung der Energie zu Recht bestehend, da nur arbeitsfähige auf molare Distanzen wirksame Energie in arbeitsunfähige, allein auf molekulare Distanzen wirkende umgewandelt werden soll (v. HARTMANN). Oder man drückt sich dahin aus, daß bei Abnahme der Wirkungsfähigkeit (des Wirkungsfaktors) der Energie ihr Quantitätsfaktor zunimmt (AUERBACH), also scheinbar das Produkt beider Faktoren, das man als Energie bezeichnet, konstant bleibt. Indessen ist doch der Wirkungsfaktor das eigentlich Wesentliche der Energie und vom Standpunkt der qualitativen Energetik aus hat es keinen Sinn, entwertete wirkungsunfähige Energie überhaupt noch Energie zu nennen, so daß MACH Zweifel an der unbegrenzten Gültigkeit des Energieprinzips nicht unterdrücken kann. Müssen wir aber annehmen, daß Energie aus der Welt zu verschwinden vermag, so gilt Gleiches auch für den Stoff; weisen doch die Befunde des letzten Jahrzehnts immer deutlicher auf eine atomistische Beschaffenheit der verschiedenen Energien, d. h. auf ihr Gebundensein an differente Stoffteilchen (z. B. der Elekrizität an die Elektronen) hin. Ich glaube deshalb die Tatsache der Energieentwertung (des Entropiewachstums) für meine Auffassung einer Umwandlung von Extensität und Wirkungsvermögen in Intensität verwerten zu dürfen; daraus würde sich aber ganz von selbst ein Ende des Weltprozesses ableiten. Diese Betrachtung erscheint mir weit berechtigter, als die v. HARTMANNsche Vorstellung einer Beendigung des Weltprozesses durch Willensverneinung von seiten der zur vollen Erkenntnis vorgeschrittenen Menschheit, wodurch nicht allein die Existenz der verneinenden Individuen, sondern auch der übrigen Organismen und der anorganischen Welt herbeigeführt werden soll. Mir erscheint dieser Gedanke, der durch SCHOPENHAUER eingeführt wurde, ganz ungereimt, besonders da, wie wir unter *B* sahen, die allein in der Gefühlsbetrachtung mögliche Aufhebung des Wirkungsvermögens in Wahrheit nicht Willensverneinung, sondern stärkste Willensbejahung ist.

Meine Hypothese steht eigentlich auch nicht in Widerspruch zum ersten Hauptsatz der Energie, denn sie behauptet nicht eine Vernichtung, sondern nur eine Umwandlung der Energie, die mitsamt den Extensitäten sich zu Intensitäten verdichtet. Ich gehe nun aber noch weiter und behaupte, daß das Weltende gar kein Weltende ist. Denn ich kann mich nicht bei dem Gedanken beruhigen, daß einmal

ein Anfangszustand, also eine in lauter wirkungskräftige Extensität zersplitterte Welt aus dem Nichts entstanden sei. Irgendwoher muß die Welt stammen, auch kann sie sich nicht in nichts auflösen; beides erscheint mir durchaus unwissenschaftlich gedacht oder überhaupt undenkbar, weil in sich widersinnig. Ich kann nur annehmen, daß die Welt aus einem extensiven Zustand in einen intensiven übergeht und, sobald der letztere vollständig erreicht ist, wieder in den extensiven Anfangszustand zurückkehrt. Die Ansammlung sämtlichen Wirkungsvermögens in der Gesamtintensität der Welt führt gewissermaßen zur Explosion derselben, wodurch sie aufs neue realisiert wird. Wer ein wirkliches Weltende annimmt, der trägt dem Gefühl nicht Rechnung, das weder in der Zeit noch im Raum gegeben, also ewig ist. Wenn also im Gefühl eine Weltvernichtung überhaupt nicht möglich, die Welt daher ewig ist, so erscheint der finale Weltprozeß als ein zeitlicher Vorgang, der sich immer wiederholt, welcher Gedanke ja auch in den verschiedenen arischen Mythologien zum Ausdruck kommt. Als Extensität ist die Welt in jeder Richtung, d. h. in Raum und Zeit begrenzt; als Intensität ist sie frei von Raum und Zeit, also ewig und unbegrenzt und kann gar nicht vernichtet werden. Daher ist die Frage, warum überhaupt Extensitäten existieren, identisch mit der anderen Frage, warum es überhaupt eine Welt gibt. Diese Frage allerdings ist unlösbar; aber man kann sie meiner Ansicht nach eigentlich überhaupt nicht aufstellen, da sie nach einem Urgrund, nach einem Schöpfer frägt, der zu bestimmtem Zwecke eine Welt aus dem Nichts erschuf. Mit diesem Urgrund und Schöpfer vermag ich nichts anzufangen und so existiert für mich die Frage überhaupt nicht.

Es wäre noch zu fragen, wie das Hervortreten immer höherer Intensitäten in der Erscheinungswelt, wie also z. B. die phylogenetische Entwicklung der Organismen, die Urzeugung, die Entstehung der komplizierteren chemischen Verbindungen etc. zu stande gekommen ist. Ich möchte folgende Ansicht äußern. Wir sehen, daß die verschiedenen Organismen nicht unsterblich sind; wir müssen sogar annehmen, daß auch anorganische Stoffe aussterben, da alle an ganz bestimmte räumliche und zeitliche Existenzbedingungen geknüpft sind. Die radioaktiven Substanzen z. B. kommen nur in äußerst minimalen Mengen auf der Erde vor, und durch die Untersuchungen RUTHERFORDS und SODDYS wurde es wahrscheinlich gemacht, daß sie durch Selbstvernichtung allmählich völlig verschwinden, indem sie sich in minder aktive Substanzen umwandeln. So möchte ich behaupten, daß sich nach und nach jede Stoffart entwertet und derart aus der Erscheinungswelt ausgerottet wird; an ihrer Stelle tritt eine neue Intensitätsart als Erscheinung hervor, die mit der Zeit demselben Schicksal verfällt.

Die freigewordene, d. h. aus der Erscheinungswelt verschwundene Intensität vereinigt sich mit einer anderen, bereits objektivierten Intensität und es geht derart aus dieser eine kompliziertere Form hervor. Somit würde das Auftreten neuer Erscheinungsformen an das Aussterben anderer geknüpft sein. Schon die Verminderung der Extensitätsmenge, also der Individuenzahl, einer Art, könnte zur Auslösung einer neuen Art Anstoß geben, woraus natürlich folgt, daß die alte Art unter keinen Umständen, auch bei scheinbar günstigen Bedingungen nicht, sich wieder vermehren könnte. Ich halte diese Erörterungen durchaus mit den bekannten Beobachtungstatsachen vereinbar, worauf hier jedoch nicht näher eingegangen werden kann.

Den zuletzt auftretenden Erscheinungen, also uns selbst, liegt, wie bereits bemerkt, mehr Intensität zu Grunde, als sich in unserer Extensitätsmenge realisiert. Eben dieser Intensitätsüberschuß beschleunigt das Ende des Weltprozesses, da wir bei klarem Gefühl uns ganz in Intensität umzuwandeln streben, um vom Zwang der Objektivation frei zu werden. Durch das Gefühl treten wir in direkte Beziehung zu den anderen Intensitäten und es drängt sich zum Schlusse noch die Frage auf, ob wir als Intensität auch auf andere Intensitäten direkt zu „wirken" vermögen. Meiner Ansicht ist das allerdings möglich, soweit wir eben nicht objektivierte Intensität sind. Da alle Intensitäten der Welt sich zur Gesamtintensität verbinden können, aber auch diese letztere umgekehrt bei der Objektivierung in die Unterintensitäten zerfallen muß, so erscheint es notwendig, Beziehungen zwischen den Intensitäten, die durch das Wirkungsvermögen vermittelt werden, anzunehmen. Hiermit berühre ich einen dunklen Punkt, den ich nicht näher besprechen, nur streifen möchte. Es gibt so viele Erfahrungstatsachen — wenngleich sie auch von der Wissenschaft zur Zeit nicht als Tatsachen anerkannt werden — die für direkte Wirkung der Intensitäten aufeinander sprechen. Ich rechne hierhin allerdings nicht das Hellsehen (siehe oben), sondern nur die okkulten Phänomene (Geistererscheinungen, Fernwirkung etc.), die, wenn später einmal die Wissenschaft in ihre exakte Untersuchung eintreten wird, sich wohl als mehr denn als Verirrungen der Phantasie entpuppen dürften. In dieser Überzeugung schließe ich mein Buch mit den Worten Hamlets:

„There are more things in heaven and earth, Horatio,
Than are dreamt of in our philosophy."

Literatur.

1899. **Auerbach, F.**, Kanon der Physik. Leipzig.
1888 und 1890. **Avenarius, R**, Kritik der reinen Erfahrung. Bd. I und II.
1891. **Avenarius, R.**, Der menschliche Weltbegriff.
Avenarius, R., Bemerkungen zum Begriff des Gegenstandes der Psychologie, in: Vierteljahrschr. wiss. Philos. Bd. 18 und 19.
1875. **Hartmann, E. v.**, Kritische Grundlegung des transzendentalen Realismus. Berlin.
1877. **Hartmann, E. v**, Neukantianismus, Schopenhauerianismus und Hegelianismus etc. Berlin.
1890. **Hartmann E. v.**, Philosophie des Unbewußten. 10. Aufl. Leipzig.
1901. **Hartmann, E. v.**, Die moderne Psychologie. Leipzig.
1902. **Hartmann, E. v.**, Die Weltanschauung der modernen Physik. Leipzig.
1766. **Kant, J.**, Träume eines Geistersehers erläutert durch Träume der Metaphysik.
1781 und 1787. **Kant, J.**, Kritik der reinen Vernunft.
1900. **Kant, J.**, Metaphysische Anfangsgründe der Naturwissenschaft. Neue Ausgabe. Leipzig.
1893. **Külpe, O.**, Grundriß der Psychologie. Leipzig.
Liebmann, O., Analysis der Wirklichkeit. 2. Aufl.
1882 und 1899. **Liebmann, O.**, Gedanken und Tatsachen. 1., 2. und 3. Heft.
1900. **Mach, E.**, Die Prinzipien der Wärmelehre historisch kritisch entwickelt. 2. Aufl. Leipzig.
1902. **Mach**, Analyse der Empfindungen. 3. Aufl. Jena.
1889. **Moll, A.**, Der Hypnotismus. Berlin.
1901. **Reinke, J.**, Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.
1902. **Rutherford, E., & Soddy, F.**, in: Phil Mag. (6) V. 4.
1847. **Schopenhauer, A.**, Der Satz vom zureichenden Grunde. 2. Aufl. Frankfurt.
1854. **Schopenhauer, A.**, Über den Willen in der Natur. 2. Aufl.
1859. **Schopenhauer, A.**, Die Welt als Wille und Vorstellung. 3. Aufl. Bd. 1 und 2.
1862. **Schopenhauer, A.**, Versuch über das Geistersehen etc., in: Parerga und Paralipomena. Bd. 1. 2. Aufl.
1878. **Schuppe, W.**, Erkenntnistheoretische Logik. Bonn.
1894. **Schuppe, W.**, Grundriß der Erkenntnistheorie und Logik.
1896. **Stumpf, —**, Eröffnungsrede des psychologischen Kongresses.
1889. **Wundt, W.**, System der Philosophie. Leipzig.
1893. **Wundt, W.**, Grundzüge der physiologischen Psychologie. Bd. I und II. Leipzig.
1893. **Ziegler, T.**, Das Gefühl. Stuttgart.
1898. **Ziehen, T.**, Psychophysiologische Erkenntnistheorie. Jena.
1902. **Ziehen, T.**, Über die allgemeinen Beziehungen zwischen Gehirn und Seelenleben. Leipzig.

Schlußwort.

Im letzten Kapitel habe ich versucht, dem Solipsismus ein sicheres Fundament zu schmieden, indem ich auf die den Realitäten (Erscheinungen und Begriffe) zu Grunde liegenden Intensitäten, die mit den Gefühlen identisch sind, hinwies und hieraus die Möglichkeit des solipsistischen Gefühlszustandes ableitete, sowie die Produktion unserer Welt durch uns selbst vollzogen annahm. Der Idealismus oder die Bewußtseinsphilosophie wird hierdurch direkt zur Gefühls- oder Intensitätsphilosophie und den Gefühlen wird eine überaus bedeutsame oder vielmehr geradezu die allerbedeutendste Rolle für das Verständnis der Welt zugeschrieben. Die Gefühle sind immer das Stiefkind der Philosophie und Psychologie gewesen. C. LASSWITZ bringt das in seiner Seifenblase: Der Psychotom reizend zum Ausdruck, wenn er sie dunklen schleimigen, kaviarähnlichen Kügelchen vergleicht, denen zwar eine Art von Physiognomie, aber doch nur eine recht undeutliche, verschwommene zukommt. „Glatt und schlüpfrig sind sie alle, denn unbeständig glitschen sie durcheinander." Diese unbestimmte Art der Physiognomie erklärt sich aber nicht aus der Natur der Gefühle, sondern nur aus dem so überaus geringen Interesse, das man ihnen bis jetzt zugewendet hat. Der Künstler wird es verstehen, wenn ich die Individualität jedes Gefühls, und zwar von unendlich mehr Gefühlen, als den meisten Menschen überhaupt auch nur andeutungsweise bekannt sind, behaupte. Nur TH. ZIEGLER hat die fundamentale Bedeutung der Gefühle erkannt und sie, nicht wie üblich: „niedere Organismen des Seelenlebens", sondern dessen Centralpunkte, die Sprungfedern des Erkennens, die Motive des Handelns genannt. Doch scheut er sich den Sprung ins Metaphysische — das aber gar kein Metaphysisches, welches es überhaupt nicht gibt, ist — zu machen, trotz des genialen Wortes GOETHES, das er selbst zitiert und würdigt: „Gefühl ist alles!" Ich scheue mich nicht auszusprechen, was er zwar für möglicherweise berechtigt hält, aber doch weiter auszuführen Bedenken trägt, daß das Gefühl die „Weltpotenz" ist (solipsistischer Gefühlszustand), und es stört mich dabei das Bedenken nicht, „daß wir in der Wissenschaft doch nicht immer aufs neue den Weltgrund vermenschlichen, anthropomorphisieren sollten". Eben daraus, daß dieser Versuch immer wieder gemacht

wird, erhellt doch deutlich, daß eine andere Lösung des Weltproblems überhaupt nicht möglich ist; wir würden ja unsere Organisation Lügen strafen, wenn wir in der Welt etwas uns Wesensfremdes annehmen wollten, da eben ein solches für uns gar nicht existieren kann. Was im Bewußtsein existiert, ist uns wesensgleich, und da mich mein Gefühl zerstören kann, so sehe ich nicht ein, warum ich aus der Grandiosität der Natur auf etwas noch Gewaltigeres, sei es nun ein mit reicherem Bewußtsein ausgestatteter Gott oder etwas ganz unfaßbares Unbewußtes, schließen soll. Ich habe selbst im Kapitel 12 eingeräumt, daß es Wesen geben könne, die in gewisser Hinsicht vollkommener als wir organisiert sind; aber diese größere Vollkommenheit fügt sich in den Rahmen des Bewußtseins, und da sie nur in Beziehung auf die begrifflichen Extensitäten Bedeutung besitzt, so muß ich sie als unwesentlich, weil in Beziehung auf das Endziel aller Existenz bedeutungslos bezeichnen. Meiner Ansicht nach kann gar kein Zweifel bestehen, daß alles Weltgeschehen in uns, und zwar in unserem Gefühl wurzelt und daß im Gefühl auch die Möglichkeit einer Befreiung vom Weltgeschehen gegeben ist.

Die im letzten Kapitel erörterten Fragen bedürften wohl einer eingehenderen Behandlung, wozu indessen dieses Buch nicht der geeignete Ort ist. Daß ich hier überhaupt darauf eingegangen bin — was mir mancher verargen dürfte — erklärt sich einfach daraus, daß sich mir durch meine aus zahlreichen eingehenden Betrachtungen abgeleitete Anschauung über das Wesen der Organismen eine in mancher Hinsicht neue Basis für die Beurteilung der psychologischen und philosophischen Streitfragen darbot, auf der ich schon aus Rücksicht auf mein eigenes, Aufklärung heischendes Bedürfnis einen neuartigen Bau aufführte, in dem ausgestaltet wurde, was von jeher — seit etwa zehn Jahren immer deutlicher — mir vorschwebte und meine ganze Lebensführung bestimmte. So wenig ausgefeilt meine Gedanken sind, so enthalten sie für mich doch ein Letztes, eine in sich abgeschlossene Weltanschauung, von der ich hoffe, daß ihre Pfeiler keine morschen, unzulänglichen sind, an der ich aber ununterbrochen weiter feilen werde, da im einzelnen noch so unendlich viel zu tun bleibt. Wer sich also über das Aphoristische der hier gemachten Aussagen aufhalten möchte, den bitte ich eine gewisse Nachsicht walten zu lassen, die in Rücksicht auf die Schwierigkeit des Themas angebracht erscheint, und stelle ihm erschöpfendere und hoffentlich auch klarere, schärfer formulierte und eingehender begründete Erörterungen für später in Aussicht. Vielleicht fühlt er sich durch diese Erklärung bewogen, nicht wegen mißratener Einzelausführungen in Bausch und Bogen die Grundgedanken meines psychologisch-philo-

sophischen Versuches zu verurteilen, und schenkt ihm vielleicht schon deshalb einiges Interesse, weil aus ihm, wie ich glaube, offenkundig eine Sehnsucht nach tieferem Verständnis der höchsten und doch so elementaren Probleme spricht, die in unserer Zeit immer mehr um sich greift und die Befriedigung an rein mechanistischer Erkenntnis in den Hintergrund drängt. So sehr es auch viele verwundern dürfte, daß in einem Buche über elementare Lebensfunktionen die letzten philosophischen Probleme zur Sprache kommen, so kann ich mir doch keinen günstigeren Ort zu ihrer Diskussion vorstellen; denn für mich ist das Fühlen, Wollen und Erkennen ein Triumvirat allerelementarster Funktionen, deren Nichtberücksichtigung bei Behandlung der Lebensfrage gerade den wesentlichen Punkt, die Wurzel derselben, ausschalten hieße.



Autorenregister.

Albrecht 17.
Allen 164.
Altmann 37, 147, 242.
Apathy 219, 220, 222, 236.
Aristoteles 8, 9.
Aschoff 94.
Auerbach 304.
Avenarius 269.
Baer C. E. v. 17.
A. v. Baeyer 138.
H. v. Baeyer 239.
Balbiani 125, 126.
Ballowitz 38.
Becquerel 74.
Beer 257.
Benda 187.
van Beneden 37, 38, 40, 194.
Berkeley 269, 271.
Bernstein 54, 55.
Berthold 25.
G. Bertrand 120.
Bethe 219—222, 236—238, 257, 263.
Bizio 60.
Blochmann 203.
Blumenbach 9.
Bokorny 88.
Boll 232.
Bordet 91.
Bouin 187.
Boveri 26, 128, 194—196, 203, 205.
Bredig 100.
Brücke 37.
Buchner 78, 91, 111.
Bütschli 22—27 (Plasmastruktur) 34, 41, 43, 50, 53, 66, 171.
Bunge 17, 115, 116, 131, 144, 156.
v. Buttel-Reepen 263.
Carnoy 122.
Chabry 204.
Claude Bernard 117.
Conklin 27.
Cossmann 17.
Crampton 203, 204.
Czapek 30.
Darwin 16, 173.
Delezenne 87.
Detmer 164, 165.
Drechsel 143.
Driesch 7—20 (Entelechie), 133, 134, 175, 176, 183, 202—205, 208, 212.
Du Bois Reymond 2, 3, 22, 223.
v. Dungern 103.
v. **E**bner 52, 65, 178.
Ehrlich 91—95 (Immunität), 95—98 (Strukturschema der lebenden Substanz), 172.
Eimer 126.
Embden 222.
Engelmann 32, 50-56 (Kontraktion), 66, 73—76 (Kohlensäurereduktion), 48, 221, 232.
Erlanger 27.
Fechner 290.
Fermi 103.
Feuerbach 284.
Fick 54, 60.
Fischel 18. 188, 203.
E. Fischer 99, 104.
Flemming 37, 38, 42, 122.
Forel 263.
Friedel 78.
Frommann 37.
Funke 224.
Gaglio 60.
Gautier 88.
Gerasimoff 128.
Godlewski 46, 66, 114, 134.
Goethe 296, 308.
Goltz 19.
Green 88.
Grégoire 122.
Grenacher 87.
Groos 249, 250, 254.
Gruber 94, 95, 125.
Haber 100.
Haberlandt 123.
Häcker 122.
E. v. Hartmann 257, 258, 268, 271, 272, 275, 276, 304.
Hatschek 181.
M. Heidenhain 38, 40, 46, 52, 211.
R. Heidenhain 82, 224.
Heider 203, 204.
Hellriegel 150.
Helmholtz 190.
Henneguy 194.
Herbart 253.
Herbst 208, 210.
Hering 129, 162, 221, 223, 233.
Herlitzka 204.
Hermann 55, 60.
O. Hertwig 2, 3, 204, 207, 211.
R. Hertwig 128, 130, 159, 196, 200, 207.
Heynsius 224.
Hildebrandt 103.
His 204.
Hodge 228.
Hofer 125, 126.
Hofmeister 140, 154, 164.
Holmgren 229.
Hoppe—Seyler 91.
Hüppe 78.
Huppert 155.
Immendorf 132.

Jennings 188, 203, 211.
Jensen 34, 155.
Jickeli 200.
Kant 269, 271, 296.
Kaßowitz 65, 111, 113, 167—169, 174, 224.
Kekulé 163.
Klebs 126.
König 232.
Korschelt 123.
Kostanecki 203.
Kühne 29, 31, 81, 115, 232.
Kupffer 37, 38.
v. Lendenfeld 83.
Lenhossék 194.
Leydig 34, 38.
Liebig 1, 99, 157.
Liebmann 10, 271.
Liebreich 224.
Lillie 203.
J. Loeb 27, 30, 121, 126, 204, 207.
Loew 88, 102, 106, 118, 138, 150—155, 165, 166, 172, 174.
Lotze 6.
Lubosch 122.
Lugaro 228.
Maas 204.
Mac Clung 125.
Mac Farland 195, 196.
Mach 269, 287, 304.
Maggi 242.
Mann 228.
Mark 203.
Mathews 155.
Maurer 47.
A. Mayer 88.
Merkel 48, 57.
Metschnikoff 91—95 (Immunität), 105.
Meves 187, 199.
Mill 251.
Minkowski 60, 156.
Montgomery 125.
Morgan 196, 204, 207.
Morgenroth 93, 103.
Mosso 135.
Mottier 187.
Mühlmann 228.
J. Müller 1, 221.
Nägeli 3, 4, 25, 99, 106.
Nasse 91.
Němec 210.
Nestler 124.
Newport 116.
Nißl 222.
Nußbaum 125.
Oppenheimer 81, 87—90 (Fermentbegriff), 96, 103, 110, 119, 120, 140.
Ostwald 102, 244.
Pasteur 112, 113.
Pawloff, 87, 88.
Pekelharing 104.
Pernoni 103.
Peter 194.
Pfeffer 30, 38, 77, 115, 138, 139.
Pflüger 17, 32, 54, 60, 61, 116, 157—159 (Eiweißkonsum), 161—170 (Zersetzungstheorie), 179, 180, 204, 225, 258.
Pick 104.
Pieri 116.
Pizon 233.
Plato 275—278, 292, 294.
Polzeniusz 114, 134.
Prowazek 85.
Quincke 25, 54.
Ranke 135, 224.
Rankine 10.
J. Reinke 6—15 (Dominanten). 24, 72—75 (Kohlensäurereduktion), 107, 117, 138, 268.
Rhumbler 24—33 (Schaumtheorie), 43, 52, 66, 68, 69.
Richet 156.
Richter 190.
Ritter 114.
Rollett 48, 49, 57.
Roux 7.
Rutherford 102, 305.
Sachs 204.
Schelling 284.
Schenk 32.
Schepowalnikoff 88.
Schiller 249.
Schlater 242.
Schopenhauer 255, 257, 268—271, 276—279, 282, 292—297, 304.
Schuppe 269.
Siedlecki 203.
Soddy 102, 305.
Sokrates 292.
Spencer 249, 261.
Spitzer 119, 120, 124, 128, 239.
Sternberg 233.
Strasburger 37, 38, 122.
Stumpf 268.
Swedenborg 296.
Thomson 190.
Tolstoi 279.
Traube 117.
Treub 151.
v. Uexküll 257.
Verworn 22, 31—34, 50, 54, 125—127, 130, 135, 157—159, 165—172 (Biogenhypothese), 181, 223, 239.
Voit 60, 159, 162, 166.
J. Wagner 101.
R. Wagner 282.
Wasmann 263.
Weinland 60, 115.
Weismann 7, 171.
Wiesner 72, 83, 145, 148, 242.
Wigand 4, 5.
Wilson 196, 203, 204, 207.
Winogradsky 78, 132.
Wislicenus 60.
Wöhler 2.
G. Wolff 16—18.
Wundt 233, 246—248, 253—255, 267, 289, 291.
H. E. Ziegler 261.
Th. Ziegler 249, 251, 254, 259, 260, 287, 308.
Ziehen 253, 257, 267, 269, 270.
Zimmermann 194.
Zoja 204.
Znr Straßen 203, 211.

Sachregister.

Activierung (von Fermenten) 86.
Alkoholgärung 110 u. f.
Alexin 90.
Anaëroben 113 u. f.
Anpassung 188 u. f.
Antitoxine 92.
Apperzeption 253.
Arbeitsgruppe 96.
Assimilation 177 u. f.
Assimilator 96.
Assoziation 255.
Atmung 110.
Atmungsstoffe 117.
Aufmerksamkeit 253.
Automatismen 257 u. f.
Autoxydatoren 117.
auxophore Gruppe 97.

Basalkörner 194.
Begriff 255, 284, 291.
Bewußtsein 247, 273 u. f.
Bildungstrieb 9.
Bindesubstanz 147.
Biochemismus 201.
Biogenhypothese 165.
Biomolekül 96.
Brennstoffe 131.
Brücken 40.

Centralkörner 194.
Centriolen 194.
Centrosom 26, 195.
Charakter 282.
Chlorophyll 72.
Chlorophyllkörner 71 u. f.
Chondren 38.
Chondrom 38.
Chromatin 121 u. f.
Chromochondren 71.
Cölenterier 204.

Desophore Gruppe 140.
Diplosomen 194.
Dominanten 6 u. f., 268.
Doppelbrechung 48.
Dotterkörner 146.

Eigenbewußtsein 257.
Eisenbakterien 132.
Eiweißbildung bei Tieren 157.
Eiweißspaltung 156.
Eiweißstoffwechsel 149 u. f.
Eiweißsynthese 151 u. f.
Elektronen 304.
Elementargitter 222, 238
Empfindung 244 u. f.
Enchylema 24.
Energie 10.
Entelechie 8 u. f.
Enterokynase 87.
Entropiewachstum 303.
Enzym 98, 112.
EpigenetischeEvolution205.
Ergatiden 96.
Erholung 100, 233.
Erinnerungsbilder 225 u. f., 259, 289.
Ermüdung 135.
Erregungszustand 65, 73, 106, 243, 247.
Erschöpfung 135.
Essigsäuregärung 119.
Exkretkörner 144, 147.
Extensitätsproduktion 300.
Extensive Bewußtseinssumme 292.

Fermentation 81 u. f.
Fermentationsbegriff 88 u. f.
Fermentative Gruppe 96.
Fermentbildung 82 u. f.
Fermente 81.
Fernsehen 296.
Fettkörner 147.
Finales Geschehen 301.
Freiheit 285.
Furchungsreiz 207.

Gärung 110 u. f.
Gedächtnis 225, 256.
Gefühl 249 u f., 278 u. f.
Gefühlsbetrachtung 279 u. f.
Gerüst 37.
Gesichte 296.
Golginetze 238.
Grundsubstanz 37.

Halluzinationen 290.
Haptophore Gruppe 96.
Harmonisch äquipotentielles System 7.
Hilfsgruppe 97.
Hyalom 38.
Hyaloplasma 24.
Hydrolyse 88.
Hypnose 288.

Ich 286.
Idealismus (transcendentaler) 271 u. f.
Ideen 275 u. f., 292.
Illusionen 290.
Immateriierende Kraft 268
Immunitätslehre 90.
Individualbegriffe 291.
Inotagmen 50.
Instinkte 260 u. f.
Intensität 279 u. f., 300.
Intrajektion 269.
Intramolekulare Atmung 110 u. f.

Katalysatoren 100, 118.
Katalysen 99 u. f., 174.
Kernplasmarelation 128.
Kollosen 140.
Konstanten 8, 275.
Kontraktion 25, 46 u. f.
Kraft 10.
Kunst 277 u. f

Leistungskern 91.
Lenkbilder 263, 296.
Linen 39.
Linochondren 40.
Linom 38.
Lokalisation des Geschehens 11.
Lokalzeichen 208.
Luxuskonsumption des Eiweißes 159.

Materie 275.
Mechanismus 2.
Milchsäure 60.
Mosaikeier 203.
Motiv 248.
Musik 282.
Muskelfibrille 46.
Myin 60.

Myinhypothese 55
Myon 47.
Myosin 60.

Neovitalisten 5.
Nervenenergie (spezifische) 221.
Nervenerregung 232.
Nesselsekret 83.
Neurofibrillen 216 u. f.
Neuronenlehre 222.
Nisslsche Körner 227.
Nitrobakterien 78, 132.
Nukleïnkörner 121.
Nukleolen 122.
Nukleom 121 u. f.
Nutrition 142.
Nutritorische Körner 143.

Oberflächenspannung 25 54.
Oberkraft 6.
Occulte Phänomene 306.
Organbewußtsein 257.
Orientierungssinn 264.
Oxydative Gärung 119.
Oxydasen 118.

Paläovitalismus 1.
Pankreasferment 82.
Perzeptorische Apparate 217, 231.
Phantasie 256.
Photosynthese 77, 138.
Phylogenie 305.
Plasma 38.
Plastiden 72, 83, 201.
Pleromaten 203.
Polymerisation 179.
Positionsreize 209.
Proferment 82.
Pseudopodienbildung 25 29, 66.
Psychophysischer Parallelismus 267 u. f.

Quantitätsfaktor der Energie 304.
Quellungstheorie 50.
Querstreifung 48.

Raum 290.
Raumbilder 290.
Realisierung der Intensitäten 299.
Realismus (transzendentaler) 271 u. f.
Realitätswert 297.
Reduktion 71.
Reflexe 257 u. f.
Regulationseier 204.
Reifung 185.
Reizkörner 212.
Reizspeicherkörner 227, 253.
Reizsynthese 235.

Sark 38.
Sauerstoffatmung 117.
Sauerstoffüberträger 131.
Schaumtheorie 22 u. f.
Schlaf 288 u. f.
Schleim 148.
Schwefelbakterien 131.
Selbstbilder 296.
Seitenketten 91.
Sensibilisator 74.
Sohlenreflex 259.
Solipsismus 281 u. f., 287 u. f.
Solipsistischer Gefühlszustand 286.
Speicherkörner 144.
Spiele 249.
Stereomkörner 144.
Stereomtheorie 37 u. f.
Stickstoffgewinnung 150.
Stimmungsgehalt 278 u. f.
Stoff 275.
Strukturreize 211.
Subjekt (Bedeutung desselben) 270.
Substrat 81.
Substratüberträger 131.
Synthese 138 u. f.
Systemsbedingungen 6, 9.

Teleologie 16 u. f.
Toxin 91.
Toxophore Gruppe 91.
Traum 288 u. f.
Trophische Körner 144.
Trypsin 87.

Urteilskraft 255.
Urzeugung 190 u. f.

Vernunft 255.
Verstand 255.
Vorhersehen 296.
Vorstellungen 255.

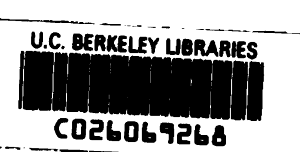
Wachstum 177 u. f.
Wahrträumen 297.
Wille 267, 272 u. f., 275.
Willensregung 253.
Wirkungsfaktor der Energie 304.
Wirkungsvermögen 272 u. f., 275.

Zellgitter 220, 236.
Zelllymphe 38.
Zellstruktur 22 u. f.
Zellteilung 199 u. f.
Zeit 290.
Zeitbilder 290 u. f.
Zersetzungstheorie 161 u. f.
Zuckersynthese 138.
Zwischensubstanz 37.
Zymase 111.
Zymophore Gruppe 96.



K. u. K. Hofbuchdruckerei Karl Prochaska in Teschen.




U.C. BERKELEY LIBRARIES
C026069268